АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLIX

10

ОКТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1964 ЛЕНИНГРАД

*Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1, издательство «Наука», Редакция «Ботанического журнала»*



УДК 581.142 : 582.475 : 581.526.426

Г. Б. Гортинский

# О ФАКТОРАХ, ОГРАНИЧИВАЮЩИХ ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН И РОСТ ПРОРОСТКОВ ЕЛИ PICEA EXCELSA Link В ЛЕСАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

С 8 рисунками

(Получено 17 IV 1964)

Проблема восстановления ценных еловых лесов таежной зоны сейчас находится в центре внимания многих ученых как у нас в Советском Союзе, так и за рубежом (Сукачев, 1955; Мелехов, 1959; Извеков, 1962; Yli-Vakkuri, 1953). Совершенно очевидно, что для правильного и научно обоснованного решения этой задачи необходимо все шире развивать исследования по естественному возобновлению ценных хвойных пород таежной зоны. Хорошо известно, что этот процесс обеспечивает восстановление еловых лесов на обширных территориях европейского Севера (Львов, 1955; Казимиров, 1959). И вместе с тем в настоящее время накапливается все больше данных, свидетельствующих о том, что в ряде случаев естественное возобновление еловых лесов протекает явно неудовлетворительно. В теоретическом отношении особенно интересным представляется факт слабой интенсивности возобновительного процесса в ельнике кисличпо-папоротниковом южной тайги (Ли Уэнь-хуа и Сюй Чжэнь-бан, 1951), т. е. под пологом такого сообщества, где, казалось бы, все необходимые экологические факторы (влажность, питательный режим и т. д.) должны обеспечивать процессы прорастания семян и развитие подроста ели.

Плодоношение ели, как известно, характеризуется определенной годовой ритмичностью с интервалами между урожайными годами в 5—6 лет. В условиях южной тайги, однако, даже слабый урожай потенциально обеспечивает успешное возобновление ели (Барыкина, 1961; Усков, 1962).

Несмотря на это, в подстилках еловых лесов совершенно не встречается живых, способных к прорастанию семян ели (Карпов, 1960), но всегда имеется значительное количество мертвых семян (Алексеев, Молчанов, 1938; Мелехова, Пастухова, Корелина, 1954). Т. П. Некрасова (1955) показала, что под пологом еловых лесов Кольского полуострова прорастает меньше одного процента от всей массы выпадающих семян. Для подзоны средней тайги продуктивность достигает 7.5—11 млн семян на 1 га, однако число семян, дающих начало новому подросту, и здесь не превышает 1%, а обычно бывает ниже, до 0.2% (Карпов, 1960). Из общего числа проростков, появляющихся в отдельные годы в значительном количестве, большинство, до 90% и более, погибает в тот же вегетационный период или в последующую зиму (Ли Уэнь-хуа, Сюй Чжэнь-бан, 1959; Воронова, 1959).

Все эти примеры отчетливо указывают, что возобновительный процесс тормозится главным образом на первых стадиях прорастания семян и развития проростков.

Как раз этот период развития елового самосева является в то же самое время наименее изученным, особенно в смысле познания количественных характеристик факторов среды, ограничивающих процесс возобновления.

Вполне очевидно, что явление массовой гибели семян и проростков ели нельзя объяснить только недостатком света, так как ранее (Baldwin,

1934; Baumgartner, 1955) уже было показано, что свет оказывает несущественное влияние на процесс прорастания семян ели. Проростки же первого года жизни в основном питаются за счет запасов семени, а сеянцы вообще настолько теневыносливы, что световые условия под пологом вполне обеспечивают положительный баланс в процессах фотосинтеза и дыхания (Иванов, 1914; Hesselman, 1934). Приуроченность елового самосева к повышениям в нанорельефе также не может быть объяснена светом, так как это явление характерно для всех типов еловых лесов (Ткаченко, 1911; Тюлина, 1922; Обновленский, 1935; Воронова, 1959; Извеков, 1962) и на всем ареале ее распространения (Яценко, 1916; Некрасова, 1955; Кулик, 1958; Калединкин, 1958), а следовательно и для условий с совершенно различным световым режимом. Все эти доводы заставляют предполагать, что первые фазы возобновительного процесса ели регулируются главным образом свойствами подстилки.

Настоящая работа представляет собой попытку выяснить значения физических и химических факторов субстрата, препятствующих нормальному ходу возобновительного процесса на первых стадиях прорастания семян и развития проростков.

В качестве основного объекта исследования был взят ельник кислично-папоротниковый (Piceetum oxalidoso-dryopteridosum) южной тайги (Ярославская область, Рыбинский район, Шекснинское лесничество, Нахтинская лесная дача), характеризующийся очень слабой интенсивностью возобновительного процесса (2—3 тыс. шт. подроста на 1 га). Для сравнения по ходу изложения ниже часто приводятся данные по ельнику кислично-черничному этого же района, где всегда наблюдается хорошее возобновление ели под пологом (20—30 тыс. шт. подроста на 1 га). Работа проводилась на южно-таежном стационаре Лаборатории лесоведения в течение летних периодов 1962 и 1963 гг. Описание природных условий района исследований и геоботанические описания типов леса можно найти в работах В. Г. Карпова (1960, 1962а, 1962б), в диссертациях Ли Уэнь-хуа и Сюй Чжэн-бан, а также в уже упоминавшейся выше работе последних двух авторов. Морфологическое строение подстилок и некоторые их свойства разобраны в статье С. П. Кошелькова (1963), классификации которого мы и будем придерживаться при дальнейшем изложении. Поскольку семена при естественном рассеивании зависают в основном в верхних слоях подстилки (Baumgartner, 1955), для своих опытов мы в основном использовали $A_0^1$ и $A_0^2$ подгоризонты подстилок. В некоторых случаях испытывался также ниже лежащий слой $A_0^3$. Последний в ельнике кислично-папоротниковом постепенно переходит в $A_1$, поэтому разделять их не имело смысла и такие пробы обозначены в дальнейшем как $A_0^3$—$A_1$.

Начиная свои исследования, мы прежде всего считали необходимым экспериментально установить, сначала хотя бы и в общем плане, влияние различных свойств подстилки на начальные фазы возобновительного процесса ели в ельнике кислично-папоротниковом.

Для опыта использовали воронки Шотта 35 мм, куда и помещали $A_0^1$ и $A_0^2$ в смеси. Испытывали подстилки ельников кислично-папоротникового и кислично-черничного, контролем служил песок. В каждую воронку закладывали по 50 семян ели. Первые пять дней сосуды выдерживали в лаборатории при температуре 12—16° и влажности, равной 60% от полной влагоемкости. После этого при появлении проростков сосуды были перенесены в условия повышенной освещенности (около 20% от полной). В этот период на протяжении 10 дней среднесуточная температура составляла 11°. Регулярно выпадавшие дожди обеспечили в течение последующего месяца влажность субстрата в пределах от 60 до 80% от полной влагоемкости (по результатам трех контрольных взвешиваний в относительно сухие периоды).

Исходя из условий опыта можно было считать, что свет и влага не были лимитирующими факторами. Тем не менее через 45 дней после начала опыта было отмечено общее слабое развитие сеянцев на подстилке



ельника кислично-папоротникового даже по сравнению с сеянцами, выросшими на песке. В этом же варианте наблюдали наиболее сильную гибель проростков в первые 10—15 дней. Результаты опыта укрепили наши предыдущие заключения о тормозящем действии самой подстилки на прорастание семян и рост проростков. Условия питания, очевидно, не играли здесь никакой роли, так как сеянцы, выросшие на чистом песке, развивались нормально. Температурные условия во всех вариантах опыта были одними и теми же и, следовательно, также не могли объяснить наблюдаемых различий. Однако здесь необходимо отметить, что задержка прорастания семян и гибель проростков имели место как раз после перенесения сосудов в условия пониженной температуры.

В естественных условиях среднесуточные температуры, как правило, бывают еще ниже, поэтому было интересно глубже изучить значение этого фактора. Экспериментальные исследования по влиянию температуры на прорастание семян проводилось ранее Аальтонен (Aaltonen, 1942), Морк (Mork, 1938, цит. по Aaltonen, 1948), а также Хейт и Элисон (Heit a. Eliason, 1940). Болдуин (Baldwin, 1934) проводил также опыты и в естественных условиях с красной елью. Из опытов этих авторов следует, что в пределах температур от 18 до 25° процесс прорастания мало зависит от наличия тепла. При снижении температуры ниже 18° отмечалось замедление процесса прорастания семян без потери всхожести. При 9—12° сроки прорастания достигали уже 40 дней (Aaltonen, 1942), а при 9° прорастания вообще не наступало. Морк (Mork, 1941), однако, наблюдал практически ничтожное и очень медленное прорастание даже при температуре 7°. Следует здесь, однако, отметить, что все эти данные были получены на посевном материале, полученном из более северных местообитаний и, следовательно, обладающем более низкими показателями всхожести (Eide, 1930). В опытах Аальтонен (Aaltonen, 1942), например, ель даже при температуре 22° начинала прорастать только на 14-й день, тогда как в наших опытах при подобных условиях семена прорастали уже на 5-й день.

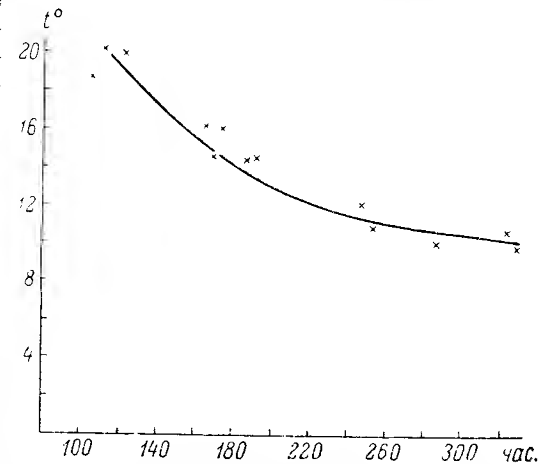



Рис. 1. Влияние температуры на скорость прорастания семян ели.

*На оси абсцисс* — время прорастания 50% семян (в часах), *на оси ординат* — температура в °С.

С целью уточнения количественных показателей о влиянии температуры на прорастание, нами была проведена серия опытов в лабораторных и естественных условиях. Семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой. В каждую чашку помещали по 100 штук семян ели. Периодически с начала прорастания первых семян и до прорастания около 80% семян производили подсчеты числа проросших семян. На основании подсчетов строили кривые прорастания в зависимости от времени при разных температурах. Показатели времени прорастания 50% семян получали путем интерполяции на кривых прорастания. Эти данные представлены на рис. 1. Средние температуры были получены при расчете из ежечасных показаний, снятых с ленты термографа.

Следует особенно подчеркнуть при этом, что в опытах, проведенных при низких температурах, никогда не удавалось точно установить время, в течение которого прорастали семена, вследствие сильного поражения их плесневым грибком. Этот фактор играет, очевидно, большую роль и в природных условиях (Baldwin, 1934).

Сравнивая наши результаты с литературными данными, можно отметить, что они более всего приближаются к выводам североамериканских ученых (Eide, 1930; Baldwin, 1934). Таким образом, можно считать, что нижняя граница, при которой еще возможно прорастание в экологически допустимые сроки, находится в пределах от 9 до 11°.

При анализе температурных условий верхнего слоя подстилки в ельнике кисличио-папоротниковом за вегетационный период 1963 г. оказывается (данные Г. М. Ивановой, Ярославский педагогический институт, личное сообщение), что средненеиюньская температура 11.5 не соответствует оптимальным условиям прорастания. В июле и августе прорастание может происходить с большим успехом (средние температуры соответственно 14.4 и 12.5 ), но и в этих условиях оно все же замедлено. Эти выводы подтверждаются и нашими опытами, проведенными в августе, когда 50% семян прорастали не ранее, чем на 10-е сутки. Следовательно, температурный фактор ограничивает возможный период прорастания серединой вегетационного периода (приблизительно с 3-й декады июня до конца 2-й декады августа). Влияние других факторов мы изучали поэтому именно в этот период.

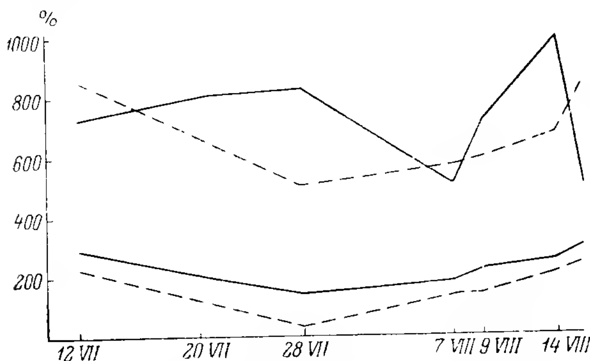



Рис. 2. Изменение влагоемкости $A_0^1$ подстилок (*две верхние кривые*) в зависимости от влажности. Влажность и влагоемкость подстилки ельника кисличио-папоротникового обозначены *сплошными линиями*, для ельника кисличио-черничного — *пунктирными*.

*На оси абсцисс* — даты взятия образцов; *на оси ординат* — содержание влаги в процентах от сухого вещества.

Вторым необходимым и важным для прорастания фактором является влажность субстрата. Основное значение при этом имеют не столько абсолютные показатели, сколько величины, показывающие степень насыщения (например, процент влажности почвы от полной влагоемкости). Водные свойства субстрата оказывают большое влияние на первых стадиях развития проростков ели (Созыкин, 1939; Попов, 1957, 1958; Richard, 1959; Заборовский, 1960; Шумаков и Баранова, 1962). Этот фактор является, очевидно, определяющим при лучшем прорастании семян на минеральной почве по сравнению с прорастанием на органическом веществе подстилок (Barr, 1930; Baldwin, 1934). В литературе, однако, нет указаний, которые позволили бы сделать какие-либо заключения о гидрологических свойствах подстилки ельника кисличио-папоротникового. Полная влагоемкость образцов подстилок определялась нами после выдерживания их под водой в течение 16 часов. Полученные показатели влажности и влагоемкости образцов представлены на рис. 2 и 3.

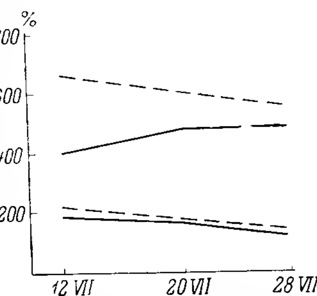



Рис. 3. Изменение влагоемкости $A_0^3$—$A_1$ подстилок (*две верхние кривые*) в зависимости от влажности. Обозначения те же, что на рис. 2.

При анализе графиков прежде всего видно, что утвердившееся в литературе мнение о большей влажности субстрата в типе ельник кисличио-черничный не применимо для самого верхнего слоя подстилки. Подгоризонт $A_0^1$ подстилки ельника кисличио-папоротникового, наоборот, увлажнен почти всегда сильнее. Многолетние данные В. Г. Карпова, любезно предоставленные им в наше распоряжение, приведенные в табл. 1, также



в основном подтверждают этот вывод, хотя эти пробы брались в относительно сухие периоды.

Казалось бы, можно сделать вывод о лучшей влагообеспеченности субстрата в типе ельник кисличио-папоротниковый. Однако обращаясь снова к изменениям влагоемкости в зависимости от влажности (рис. 2 и 3), можно заметить, что влагоемкость подстилки ельника кисличио-папоротникового изменяется довольно сильно и к тому же часто не прямо пропорционально влажности: при увеличении влажности влагоемкость сначала возрастает, а затем при достижении определенной степени влажности резко падает, чего не наблюдается при анализе хода влагоемкости подстилки ельника кисличио-черничного. Эти явления вызывают большую изменчивость показателей относительной насыщенности влагой, что можно видеть из табл. 2.

Очевидно, что в период дождей при сильном снижении влагоемкости в подстилке ельника кисличио-папоротникового могут наступать условия переувлажнения.

Эти результаты побудили нас поставить специальный опыт по выяснению влияния влажности $A_0^1$ подстилки ельника кисличио-папоротникового на прорастание семян ели. Опыт проводили в кристаллизаторах диаметром 10 см, куда помещали определенные навески подстилки при исходной влажности 108% и полной влагоемкости, равной 820%. В различных вариантах опыта анализировали влияния разных величин влажности при добавлении соответствующих количеств воды. Семена ели раскладывали по 100 штук в каждый сосуд на фильтровальную бумагу, смоченную при соприкосновении с подстилкой. 1-й опыт был проведен в условиях комнатной температуры (12—16°), 2-й — при средней температуре 13° (колебания в пределах от 8 до 16°), а 3-й — в естественных условиях под пологом леса при средней температуре 11° (колебания от 8 до 13.5°). Полученные данные представлены в табл. 3. При анализе их прежде всего видно, что влажность подстилки ниже 240% (30% от полной влагоемкости) не обеспечивает прорастание семян. На протяжении периода наблюдений, с учетом допустимых температур, влажность выше критической наблюдалась только в течение нескольких дней начала августа после дождей, прошедших в конце относительно сухого периода.

Влага является, таким образом, вторым важнейшим ограничивающим прорастание фактором. Кроме всего этого, быстрые изменения насыщенности влагой, характерные для подстилки ельника кисличио-папоротникового (см., например, данные для периода с 6 по 14 августа на рис. 2 и табл. 2), могут губительно сказаться на проростках. Совместное ограничивающее влияние недостатка влажности и тепла может сократить возможный период прорастания в течение вегетационного сезона буквально до нескольких дней, что мы и наблюдали летом 1963 г.

Наглядное представление об ограничивающем действии обоих факторов можно получить при анализе трехугольной номограммы на рис. 4. Незаштрихованный участок в центре фигуры показывает пределы напряженностей ограничивающих факторов, в которых возможно прорастание.

Обращаясь снова к табл. 3, следует обратить внимание на факт подавления прорастания семян при повышенной влажности и при условии воздействия довольно низких температур. Поскольку семена в этом опыте во всех случаях лежали на фильтровальной бумаге, недостаток аэрации не мог играть здесь никакой роли. Поэтому было выдвинуто предположение, что торможение прорастания связано с действием каких-то химических свойств подстилки. Для выяснения влияния химических свойств подстилок на прорастание из них получали водные вытяжки. Вытяжки затем фильтровали и определяли для них pH и показатели окислительно-восстановительных условий (ОВП и $rH_2$).

Как видно из табл. 4, окислительно-восстановительные условия в различных ельниках мало отличаются в летнее время. Интересно отметить, что в обоих случаях преобладают в основном восстановительные свойства подстилок, которые еще более усиливаются во влажные периоды. Эти

ТАБЛИЦА 1

Влажность верхнего слоя субстрата в ельниках (1959—1961 и 1963 гг.) (в % от сухого вещества)

| Тип леса | Глубина взятия образца (в см) или подгоризонт | Даты взятия образцов | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1959 г. | | | | | |
| | | 16 VI | 3 VII | 16 VII | 3 VIII | 18 VIII | 7 IX |
| Ельник кислично-черничный | 0—2 | 168 | — | 128 | 50 | 82 | 188 |
| | 0—5 | 166 | — | 211 | 130 | 122 | 166 |
| | 5—10 | 26 | — | 37 | 23 | 30 | 26 |
| Ельник кислично-папоротниковый | 0—2 | 171 | 148 | 115 | 59 | 276 | 146 |
| | 0—10 | 42 | 32 | 35 | 31 | 23 | 30 |

| Тип леса | Глубина | 1960 г. | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 30 V | 18 VI | 2 VII | 16 VII | 2 VIII | 16 VIII | 30 VIII | 14 IX |
| Ельник кислично-черничный | 0—2 | 255 | 175 | 128 | 44 | 86 | 51 | 83 | 205 |
| | 0—5 | 50 | 123 | 69 | 61 | 57 | 51 | 46 | 70 |
| | 5—10 | 50 | 23 | 25 | 21 | 15 | 15 | 22 | 35 |
| Ельник кислично-папоротниковый | 0—2 | 104 | 124 | 107 | 33 | 109 | — | 103 | 105 |
| | 0—10 | 50 | 33 | 28 | 12 | 16 | — | 27 | 32 |

| Тип леса | Глубина | 1961 г. | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 2 VI | 15 VI | 30 VI | 17 VII | 18 VIII | 3 IX |
| Ельник кислично-черничный | 0—2 | 107 | 90 | 181 | 225 | 127 | — |
| | 0—5 | 103 | 49 | 82 | 71 | 45 | — |
| | 5—10 | 37 | 31 | 31 | 38 | 32 | — |
| Ельник кислично-папоротниковый | 0—2 | 79 | 99 | 208 | 242 | 243 | 195 |
| | 0—10 | 30 | 29 | 33 | 36 | 31 | 30 |

| Тип леса | Подгоризонт | 1963 г. | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 21 V | 25 V | 17 VI | 27 VI | 12 VII | 20 VII |
| Ельник кислично-черничный | $A_0^1$—$A_0^2$ | 78 | 246±7 | 267±27 | 276±75 | 231±85 | — |
| | $A_0^3$—$A_1$ | 307±12 | 246±7 | 218±35 | 286±77 | 223±77 | — |
| Ельник кислично-папоротниковый | $A_0^1$—$A_0^2$ | 64 | 100±17 | 222±30 | 207±22 | 297±20 | 196±15 |
| | $A_0^3$—$A_1$ | 142±36 | 100±17 | 212±58 | 187±37 | 190±130 | 164±34 |

| Тип леса | Подгоризонт | 1963 г. | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 28 VII | 7 VIII | 9 VIII | 14 VIII | 16 VIII | — |
| Ельник кислично-черничный | $A_0^1$—$A_0^2$ | 36±6 | 128±7 | 139±20 | 200±20 | 226±22 | — |
| | $A_0^3$—$A_1$ | 142±52 | 126±43 | 142±35 | 171±54 | 224±38 | — |
| Ельник кислично-папоротниковый | $A_0^1$—$A_0^2$ | 141±26 | 174±18 | 214±12 | 248±39 | 287±20 | — |
| | $A_0^3$—$A_1$ | 117±42 | 117±18 | 189±34 | 125±13 | 191±32 | — |



ТАБЛИЦА 2

Влажность подгоризонта $A_0^1$ (в % от полной влагоемкости)

| | Даты взятия образцов | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 12 VII | 20 VII | 28 VII | 7 VIII | 9 VIII | 14 VIII | 16 VIII |
| Ельник кислично-черничный . . . | 21 | — | 7 | 23 | 24 | 30 | 27 |
| Ельник кислично-папоротниковый | 41 | 24 | 17 | 35 | 30 | 25 | 58 |

данные соответствуют выводам из работы И. С. Кауричева и Е. М. Ноздруновой (1958). Следует еще раз подчеркнуть, что по окислительно-восстановительным свойствам верхнего подгоризонта подстилки ельника кислично-папоротникового его также нельзя отнести к менее увлажненным субстратам. Наоборот, в ряде случаев при большем пересыхании верхнего слоя подстилки в ельнике кислично-черничном наблюдаются и более высокие показатели ОВП и $rH_2$, свидетельствующие о преобладании окислительных условий. Окислительно-восстановительные условия в подстилках и вытяжках из них являются косвенными показателями соотношения химических процессов и сами по себе не могут влиять на прорастание.

ТАБЛИЦА 3

Влияние влажности на прорастание семян ели (показатели прорастания представлены в виде процентов от контроля, когда проросло 50% семян; контроль — проращивание семян на фильтровальной бумаге в чашках Петри в тех же условиях)

| Влажность (в %) | Влажность (в %) от полной влагоемкости | Прорастание семян (в % от контроля) | | |
|---|---|---|---|---|
| | | первый опыт | второй опыт | третий опыт |
| 856 | 105 | 112 | 88 | 62 |
| 720 | 85 | 100 | 94 | 85 |
| 584 | 71 | 100 | 92 | 95 |
| 448 | 55 | 88 | 61 | 62 |
| 346 | 42 | 75 | 47 | 47 |
| 244 | 30 | 0 | 18 | 0 |
| 176 | 21 | 0 | 3 | 0 |
| 108 | 13 | 0 | 0 | 0 |

Точечные диаграммы на рис. 5 и 6 показывают зависимость процесса прорастания семян ели от действия pH вытяжек. Анализ диаграмм дает нам право заключить, что никакого определенного влияния обнаружить в этом случае не удается. Подобные выводы делались уже ранее в работах Баутц (Bautz, 1953, цит. по Knapp, 1954), Сибирёвой (1955) и др.

Поскольку тормозящее и стимулирующее действие вытяжек не было связано с pH, оставалось предположить, что в данном случае проявлялось действие аллелопатического фактора, т. е. влияние, очевидно, оказывали какие-то химические вещества самих растений. В последнее время этому фактору уделяется довольно большое внимание со стороны многих ученых (Knapp, 1954; Чернобривенко, 1956; Грюммер, 1957). Специальные указания о токсичности еловых подстилок имеются в работах Баутц (Bautz, 1953), Бублитц (Bublitz, 1959) и Бойко (1959). Кнапп (Knapp, 1954) придавал аллелопатическому фактору исключительное значение, связывая с ним географическое распространение еловых лесов. Однако почти все исследователи, занимающиеся изучением роли аллелопатического фактора, до сих пор рассматривали его действие в условиях, далеких от естественной обстановки, вне связи с другими факторами среды.

В наших опытах неизменно обнаруживались как положительные, так и отрицательные влияния на прорастание семян ели вытяжек из различных проб даже одного и того же типа подстилки: из этого можно было бы заключить, что фактор аллелопатии связан с другими факторами. Мы проследили поэтому действие аллелопатического фактора в зависимости от влажности образцов. Эти данные представлены на рис. 7 и 8. Нетрудно заметить, что при увеличении влажности подстилки ельника кис-

ТАБЛИЦА 4

Показатели окислительно-восстановительных условий в $A_0^1$-подгоризонте подстилок

| Ельник | | Даты взятия образцов | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 27 VI | 12 VII | 20 VII | 28 VII | 7 VIII | 9 VIII | 14 VIII | 16 VIII |
| Кисличио-черничный | $rH_2$ | 24.6 | 27.4 | — | 24.5 | 25.2 | 25.4 | 25.3 | 24.9 |
| | ОВП | 235 | 271 | — | 234 | 232 | 272 | 269 | 250 |
| Кисличио-папоротниковый | $rH_2$ | 27.1 | 26.3 | 25.4 | 26.5 | 26.6 | 26.5 | 26.4 | 26.2 |
| | ОВП | 243 | 174 | 213 | 261 | 248 | 258 | 247 | 258 |

личио-папоротникового тормозящее влияние подстилки усиливается. Наоборот, стимуляцию прорастания вызывают вытяжки, полученные из подстилок с незначительной влажностью. Вышеописанные опыты по влиянию влажности и температуры (табл. 3) заставляют также предположить, что отрицательное влияние фактора аллелопатии возрастает при пониженных температурах. Поэтому торможение прорастания будет, очевидно, наиболее сильным в условиях влажного и холодного лета. Тем не менее роль аллелопатии по сравнению с другими факторами относительно невелика. Ни в одном случае мы не наблюдали явлений сильного торможения, которые можно было бы назвать токсичностью. Полученные факты торможения прорастания вытяжками из подстилки ельника кисличио-папоротникового, сложенной в основном отмершими вайями папоротника, по нашему мнению, тем более нельзя классифицировать как самотоксичность эдификатора, так как при других условиях разложения этого же органического вещества отмечается уже противоположный эффект.

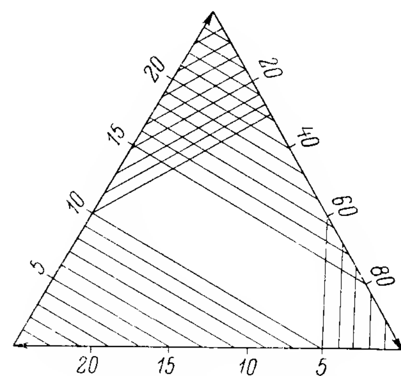



Рис. 4. Суммарное действие температуры и влажности па прорастание семян ели. *На нижней стороне* номограммы — время прорастания в сутках; *на левой стороне* — температура в ° C; *на правой стороне* — влажность $A_0^1$ подстилки ельника кисличио-папоротникового (в % от полной влагоемкости).

Причины аллелопатических явлений можно полностью вскрыть при анализе биохимического состава веществ, находящихся в вытяжках. С помощью метода бумажной хроматографии мы определили содержание аминокислот в экстрактах из $A_0^2$, а также $A_0^3—A_1$ подстилки ельника кисличио-папоротникового. Выбор пал на группу аминокислот, потому что в условиях южной тайги обмен азотсодержащих соединений имеет огромное значение; к тому же для этой группы соединений лучше всего разработаны методы экстракции и последующего анализа. Экстракция аминокислот из подстилок производилась по методу, описанному в работе Шмидт, Путнам и Пауль (Schmidt, Putnam a. Paul, 1960). Для разгонки смеси аминокислот была использована методика, принятая в Лаборатории физиологии фотосинтеза Ботанического института АН СССР.

В результате опытов проявились отчетливые различия по аминокислотному составу вытяжек, полученных из образцов с различной влажностью. В 1-й пробе, взятой во влажных условиях, было обнаружено по крайней мере 10 индивидуальных соединений, в то время как в пробе, полученной из сухой подстилки, — всего 1—2 аминокислоты. К сожалению, из-за отсутствия веществ-свидетелей не были идентифицированы все соединения. Все же в 1-й пробе удалось показать наличие аспарагиновой кислоты,



серина, глютаминовой кислоты, аланина, лизина, аргинина и лейцина. Два соединения остались не определенными, из которых одно, оставшееся близ линии старта, являлось, очевидно, пептидом. В пробе, взятой в сухих условиях, была обнаружена, и то в гораздо меньшем количестве, только глютаминовая кислота. В некоторых образцах были налицо следы аланина. Принципиальный вывод об увеличении числа аминокислот в условиях высокой влажности в самое последнее время нашел подтверждение в экспериментах Никвист (Nykvist, 1963). Перед хроматографическим

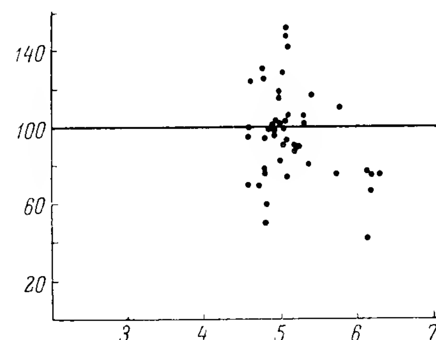



Рис. 5. Влияние на прорастание семян pH вытяжек из $A_0^1$ подстилки ельника кисличио-папоротникового.

*На оси абсцисс* — показатель pH; *на оси ординат* — прорастание семян (в % по отношению к контролю).

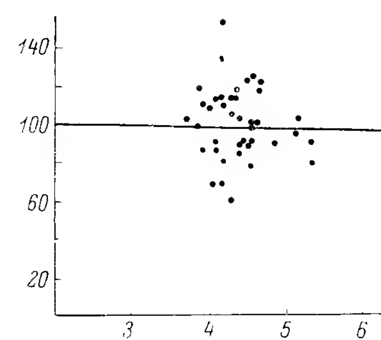



Рис. 6. Влияние на прорастание семян pH вытяжек из $A_0^1$ подстилки ельника кисличио-черничного.

Обозначения те же, что на рис. 5

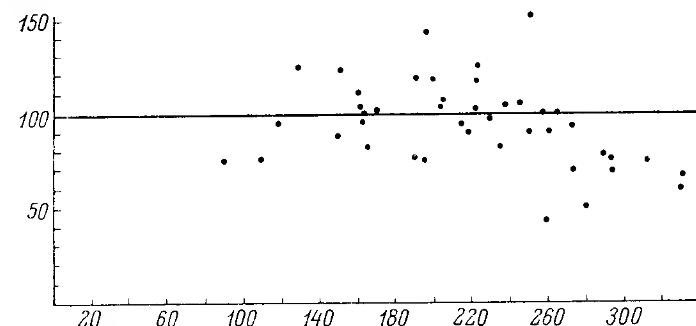



Рис. 7. Проявление действия аллелопатического фактора в процессе прорастания семян ели в зависимости от влажности $A_0^1$ подстилки ельника кисличио-папоротникового.

*На оси абсцисс* — влажность подстилки (в % на сухое вещество); *на оси ординат* — прорастание семян (в % от контроля).

анализом автор специально выдерживал образцы подстилок в аэробных и анаэробных условиях. Наблюдаемые нами ранее аллелопатические явления представлялось возможным связать таким образом с действием аминокислот, тем более, что стимулирующее и токсическое действие некоторых из них уже были описаны в литературе. Однако наши последующие опыты с фильтрацией вытяжек через микробиологические фильтры различной пористости и последующим испытанием фильтрата на аллелопатическую активность показали, что торможение прорастания вызывают, вероятно, продукты более крупные, чем аминокислоты. Вытяжки, оказывающие до фильтрации тормозящее действие, после фильтрации часто оказывали стимулирующее влияние. Следовательно, более мелкие продукты распада обладали положительным аллелопатическим эффектом. Правильным поэтому будет признать, что при повышении влажности

субстрата в нем появляется ряд недоокисленных продуктов промежуточного распада, наиболее крупные из которых (возможно, пептиды) способны оказывать отрицательное аллелопатическое влияние.

До сих пор мы рассматривали факторы внешней среды в их влиянии на самые первые фазы развития самосева ели. Эти стадии несомненно являются решающими в общем процессе возобновления. Однако известно, что, несмотря на сильное влияние ограничивающих факторов, описанных выше, часть сеянцев все же развивается до стадии подроста. Факторы среды, о которых шла речь выше, несомненно влияют на рост самосева также и на этих стадиях, но относительное значение их не останется тем же самым. Так, например, температура сильно влияет на рост ели (Mork, 1938, 1941) на стадии крупного подроста, но в этом случае ростовые процессы происходят даже при такой низкой температуре, как 5°.

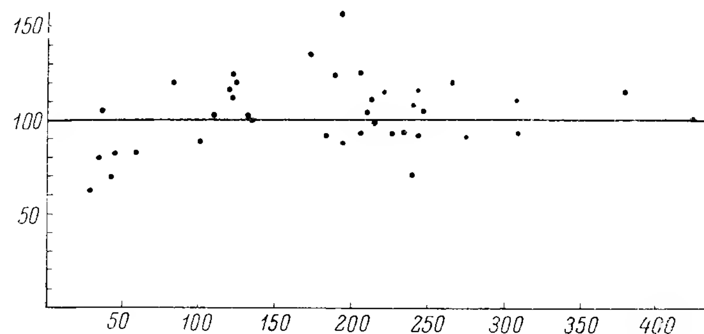



Рис. 8. Проявление действия аллелопатического фактора в процессе прорастания семян ели в зависимости от влажности $A_0^1$ подстилки ельника кисличнo-черничного.
Обозначения те же, что на рис. 7.

Корни подроста расположены в более глубоко лежащих горизонтах подстилки и органогенных слоях (Вещикова, 1964 г.) и поэтому меньше страдают от недостатка влаги. Огромное значение в этот период имеет недостаток основных питательных элементов, создающийся в результате перехвата их корнями взрослых деревьев (Карпов, 1962б). Роль этого фактора особенно велика в типах леса, приуроченных к бедным местообитаниям. Ельник кисличнo-папоротниковый, о котором до сих пор шла речь, является сообществом с относительно богатым питательным фоном. Интересно было поэтому проследить здесь значение фактора питания для роста и развития подроста. Методы почвенного анализа не всегда пригодны для оценки питательных условий субстрата, в особенности на почвах, занятых естественной растительностью. Мы использовали поэтому для характеристики условий питания еловог подроста метод листовой диагностики (табл. 5).

Сравнивая данные наших опытов с предельными концентрациями, известными по литературе (Ingestad, 1959, 1963), которые были получены в основном в искусственных условиях на питательных растворах, следует прежде всего отметить большую разницу между ними. Наши результаты гораздо более близки к величинам, полученным Дюшафуром и Топином (Duchafour, Turpin, 1960) для сеянцев, выросших на грубом гумусе в условиях, приближающихся к естественным. Тем не менее результаты анализов дают право заключить, что для подроста ельника кисличнo-папоротникового недостаток питательных элементов не является первостепенным лимитирующим фактором. Повышенное их содержание в тканях подроста скорее говорит о минимуме какого-то другого фактора. Поскольку о роли температуры и влаги на этих стадиях мы упомянули выше, следует, пожалуй, считать, что угнетенное состояние подроста вызывается прежде всего недостатком света.



ТАБЛИЦА 5

Характеристика условий питания в ельниках на основании анализа хвои подроста

| Тип леса и характеристика образцов | Азот общий (в %) | Фосфор общий (в %) | Фосфор неорганический (в %) |
|---|---|---|---|
| Ельник кисличнo-черничный, хвоя подроста 5—9 лет, среднее из 3 образцов | 3.2±0.9 | 0.49±0.1 | 0.16±0.04 |
| То же, стебли, среднее из 4 образцов | 2.4±0.3 | 0.52±0.1 | 0.14±0.04 |
| То же, хвоя прироста 1963 г. у елей 20—30 лет, среднее из 6 образцов | 2.5±0.9 | 0.56±0.1 | 0.28±0.04 |
| То же, стебли, среднее из 5 образцов | 1.5±0.3 | 0.49±0.02 | 0.18±0.03 |
| Ельник кисличнo-папоротниковый, хвоя подроста ели 5—12 лет, среднее из 7 образцов | 2.1±0.5 | 0.53±0.15 | 0.28±0.12 |
| То же, стебли, среднее из 6 образцов | 2.5±1.2 | 0.65±0.26 | 0.56±0.17 |
| То же, хвоя прироста 1963 г. у елей 20—30 лет, среднее из 4 образцов | 2.1±0.02 | 0.64±0.06 | 0.15[1] |
| То же, стебли, среднее из 4 образцов | 3.0±0.8 | 0.61±0.06 | 0.28[2] |

## Выводы

1. Низкие температуры верхних слоев подстилки (ниже 10°) ограничивают возможное время прорастания семян ели серединой вегетационного периода.

2. Середина вегетационного периода, как правило, является относительно более сухим временем сезона. В этот период основным ограничивающим прорастание семян фактором является недостаток влаги.

3. Несмотря на бóльшую, чем в ельнике кисличнo-черничном, абсолютную влажность верхнего подгоризонта, подстилка ельника кисличнo-папоротникового все же не обеспечивает условий необходимой влажности для прорастания семян в результате незначительной относительной влажности и сильной изменчивости последней.

4. Отрицательные условия влажности подстилки ельника кисличнo-папоротникового связаны с опадом папоротника.

5. На стадиях первых фаз развития проростков свет не является лимитирующим фактором.

6. Концентрация водородных ионов и окислительно-восстановительные условия субстрата не оказывают непосредственного влияния на появление и развитие самосева ели.

7. Аллелопатический фактор играет второстепенную роль в процессе возобновления ели. Действие его может, однако, возрастать в условиях холодного и влажного лета.

8. Метод листовой диагностики не обнаруживает недостатка основных питательных элементов в тканях угнетенного подроста 5—12 лет.

9. Основным ограничивающим развитие подроста фактором в ельнике кисличнo-папоротниковом является недостаток света.

В заключение я выражаю свою глубокую благодарность старшему научному сотруднику Лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института АН СССР В. Г. Карпову за постоянное внимание к этой работе и ценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев С. В. и А. А. Молчанов. (1938). Сплошные рубки на Севере. — Барыкина В. В. (1961). Некоторые географические особенности плодоношения ельников Европейской равнины. Географические сообщения, 2. — Бойко Е. Г. (1959). Токсические действия подстилки, почвы и корней древесных пород на всхо-

[1] Результат анализа одного образца.
[2] Средняя из двух близко сходящихся образцов.

жесть и прорастание семян древесных пород и пшеницы. Сб. студ. н.-и. работ Московск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 9. — Воронова В. С. (1959). Естественное возобновление под пологом еловых лесов. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 16. — Грюммер Г. (1957). Взаимное влияние высших растений — аллелопатия. — Заборовский Е. П. (1960). Грунтовая всхожесть семян сосны и ели. Лесное хозяйство, 4. — Иванов Л. А. (1914). О светолюбии растений с ботанической точки зрения. В кн.: Сборник лекций третьих дополнительных курсов для лесничих. — Извеков А. А. (1962). Естественное возобновление ели в основных типах еловых древостоев подзоны средней тайги. Тр. инст. леса и древесины Сиб. отд. АН СССР, 53. — Казимиров Н. И. (1959). К вопросу о росте еловых древостоев, формирующихся из подроста предварительного возобновления. Изв. Карельск. и Кольск. фил. АН СССР, 2.— Калединкин В. П. (1958). Типы лесов Вижницкого лесничества Черновицкой области и естественное возобновление под пологом насаждений и на лесосеках. Сб. студ. научн. работ Укр. с.-х. акад. — Карпов В. Г. (1960). О видовом составе живых семян и запасе их в почве ельника черничника. Тр. МОИП, 3.—Карпов В. Г. (1962а). Опыт использования $P^{32}$ для изучения соревнования между корнями деревьев и подроста в лесах южной тайги. ДАН СССР, 146, 3. — Карпов В. Г.(1962б). Некоторые вопросы фитоценологии еловых лесов в экспериментальном освещении. Сообщ. Лаборат. лесовед. АН СССР, 6. — Ка урич ев И. С. и Е. М. Ноздрунова. (1958). Характеристика окислительно-восстановительных свойств условий в почвах под различными типами насаждений. Изв. ТСХА, 5. — Кошельков С. П. (1963). О формировании и подразделении подстилок в хвойных южнотаежных лесах. Почвоведение, 10. — Кулик С. А. (1958). Типы еловых лесов Щепотского лесничества Путивльского лесхоза Черновицкой обл. и процессы возобновления под пологом насаждений и на лесосеках. Сб. студ. научн. раб. Укр. с.-х. акад., 3. — Ли Уэнь-хуа и Сюй Чжень-бан. (1961). О возобновлении ели в некоторых типах еловых лесов южной тайги европейской части СССР. Бот. журн., 2. — Львов П. Н. (1955). О предварительном возобновлении ели и использовании его для восстановления леса на концентрированных вырубках. Автореф. диссерт. М. — Мелехов И. С. (1959). Научные основы лесовосстановительных мероприятий в таежных лесах. Изв. высш. уч. зав. Лесн. журн., 2. — Мелехова Т. А., П. Н. Пастухова и А. А. Корелина. (1954). К вопросу о запасе семян в почве. В сб.: Концентрированные рубки в лесах Севера. — Некрасова Т. П. (1955). Естественное возобновление ели на кольском севере. Бот. журн., 3. — Обновленский В. М. (1935). О влиянии рельефа на возобновление ели. Сов. бот., 5. — Попов Л. В. (1957). О влиянии влажности субстрата на всхожесть семян сосны и ели. Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биолог., 5. — Попов Л. В. (1958). Опыт изучения капиллярных свойств лесной подстилки. — Сибирёва З. А. (1955). Изменение всхожести семян ели и сосны в зависимости от продолжительности их замачивания и pH среды. Тр. Инст. леса и древесины, 31. — Созыкин Н. Ф. (1939). Гидрологическое значение лесной подстилки и физические свойства лесных почв. Водный режим в лесах. Тр. ВНИИЛХ, 18. — Сукачев В. Н. (1955). О лесной биогеоценологии и ее основных задачах. Бот. журн., 3. — Сюй Чжень-бан. (1961). Типы лесов Нахтинской дачи Шекснинского лесничества (Ярославская область). Диссерт. БИН АН СССР. — Ткаченко М. Е. (1911). Леса Севера. Тр. по лесн. опытн. делу в России, 25. — Тюлина Л. Н. (1922). К фитоценологии елового леса. Журн. русск. бот. общ., 7. — Усков С. П. (1962). К вопросу плодоношения еловых древостоев. Тр. Инст. леса и древесины, 53. — Чернобривенко И. С. (1956). Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах. — Шумаков В. С. и В. П. Баранова. (1962). Влияние генетических горизонтов дерново-подзолистых почв на рост сосны и ели при посеве и посадке. Лесовосстановление и лесные культуры, 42. — Яценко К. (1916). К характеристике елового леса. Лесн. журн., 8—10. — Aaltonen V. T. (1942). Einige Vegetationsversuche mit Baumpflanzen. Acta Forest. Fennica, 50. — Aaltonen V. T. (1948). Boden und Wald. — Baldwin H. I. (1934). Germination of the red spruce. Plant phys., 9, 3. — Barr P. M. (1930). The effect of soil moisture on the establishment of spruce reproduction in British Columbia. Bull. Yale Univ., School Forestry, 26. — Baumgartner A. (1955). Licht und Naturverjungung am Nordrand eines Waldbestandes. Forstwiss. Cbl., 74, 1/2. — Bautz A. (1953). Einwirkung verschiedener Bodentypen und Bodenextrakte auf die Keimung von *Picea excelsa*. Zeitschr. Bot., 41. — Bublitz W. (1959). Über die keimhemmende Wirkung der Fichtenstreu. Die Naturwissenschaften, 9. — Duchaufour Ph. et P. Turpin. (1960). Essais de fertilisation sur humus brut controlés par l'analyse foliaire sur pin sylvestre et epicea. Ann. de l'École Nationale des eaux et forêts., 17, 2. — Eide E. (1930). Sommervarmens betydning for graufroets spirecvue. Medd. fra det Norske Skogsforsoks, 13, 3, 4. — Heit C. E. a. E. I. Eliason. (1940). Coniferous tree seed testing and factors affecting germination and seed quality. New-Jork State Agricultural Station. Techn. Bull. № 255. — Hesselman H. V. (1934). Nagra studier över fröspridningen hos gran och tall och kalhyggets besaning. Medd. Skogsforsk., 27. — Ingestad T. (1959). Studies on the nutrition of forest tree seedlings. II. Mineral nutrition of spruce. Physiolog. Plant., 12, 3. — Ingestad T. (1963). Macro-element nutrition of pine spruce and birch seedlings in nutrient solution. Medd. från. Stat. Skogsforsk, 51, 7. — Knapp R. (1954). Experimentelle Soziologia der höheren Pflanzen. B. I. — Mork E. (1938). Gran-og furufrøts spiring ved fors kjellig temperatur og fuktighet. Medd. fra det Norske Skogsforsoksvesenet, 6, 20—23. — Mork E. (1941). Om sambandet mellom temperatur og vekst. Medd. fra det Norske Skogsforsoksvesenet, 27, 8, 1. — Němec A. (1940). Ernährungsstörungen bei kümmernden Kulturen und Bestanden. Mitt. Forstwirt. Forstwiss., 11. — Nykvist N. (1963). Leaching and decomposition of water-soluble organic substances from different tipes of leaf and needle litter. Studia Forestalia Suecica, 3. — Richard F. (1959). Über den Einfluss des Wasser- und Luftgehaltes im Boden auf das Wachstum von Fichtenkeimlingen. Mitt. Schweizerische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen, 35, 1. — Schmidt E. L., H. D. Putnam a. E. A. Paul. (1960). Behavior of free aminoacids in soil. Soil Sci. Soc. of America, Proceedings, 4, 2. — Süchting H. (1939). Untersuchungen über die Ernährungsverhältnisse des Waldes. IV. Bodenk. u. Pflanzenernährung, 13, 1/2. — Yli-Vakkuri. (1963). Kokeellisia tutkimuksia taimien syntymiseta ja ensi kelityksesta kuusikossa. Acta Forest. Fennica, 75.

Лаборатория лесоведения,
с. Успенское
Московской обл.

---

## ON THE FACTORS DETERMINING THE GERMINATION OF SEEDS AND THE GROWTH OF SEEDLINGS OF SPRUCE (*PICEA EXCELSA* Link) IN THE FORESTS OF THE SOUTHERN TAIGA SUBZONE

**By G. B. Gortinsky**

SUMMARY

In the beginning and in the end of the vegetative period the development of young spruces produced by natural seeding is impeded by the shortage of heat, while in the middle of the summer the limiting factor is the shortage of water. Allelopathic factor is of minor significance. No direct effect either of pH or of oxydative-reductive conditions of litter was observed. The limiting effect of light is significant only at the sapling stage.

---

УДК 581.526.535 (285.23)

Е. Г. Победимова

# О ПРИМОРСКИХ ЭЛЕМЕНТАХ ФЛОРЫ ПОБЕРЕЖИЙ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

(Получено 28 XII 1962)

Изучая флору приморских побережий СССР, мы заинтересовались неоднократными указаниями в литературе на наличие приморских аборигенных видов на берегах пресных озер как в Финляндии, так и в СССР.

С целью изучения приозерной флоры с несвойственными ей элементами мы и посетили в 1961 г. побережья Ладожского озера. Исследована была более или менее узкая полоса приладожской флоры, в состав которой входили большей частью виды, весьма обычные как для берегов пресных водоемов, так и более широко распространенные вдали от них. На морских побережьях эти виды могут изредка встречаться как заносные.

Но несколько видов в приладожской флоре оказалось таких, которые органически связаны только с морскими побережьями и очень редко покидают их, лишь в исключительных случаях, часто обусловленных историческими причинами.

Приспособленность приморских растений к своеобразным экологическим условиям морских побережий, их биологические и морфологические особенности, по-видимому, ограничивают их способность к развитию в иной экологической обстановке и удерживают эти растения на морских берегах, иначе они могли бы широко распространиться по континенту, чего в действительности не происходит.

Несколько приморских растений-аборигенов, уцелевших на берегах опресненного Ладожского озера, как *Leymus arenarius* Osbeck., *Lathyrus maritimus* (L.) Bigel. *Tripleurospermum subpolare* Pobed. и *Juncus balticus* Willd., не являются галофитами и, по-видимому, легче, чем галофиты, приспособляются к изменению эдафических условий, так как и по характеру их распространения на пресноводных побережьях их нельзя отнести ни к вымирающим, ни к угнетенным. Здесь они являются живыми свидетелями исторического прошлого Ладожского озера.

В статье Ю. Д. Цинзерлинга упоминаются лишь два несомненно приморских вида: *Leymus arenarius* (= *Elymus arenarius*) и *Lathyrus maritimus*.

Мы наблюдали оба эти вида на небольших участках песчаных дюн, к северу и к югу от бухты Моторной (западный берег Ладоги).

Кроме того, мы встретили *Leymus arenarius* на острове Мантсинсари, в дюнной полосе его южного побережья. Здесь заросли его были отделены от Ладожского побережья широкой полосой, покрытой ольхой и травянистыми лугами.

Е. Пальмен (Palmen, 1943) в статье, касающейся флоры и растительности северных берегов Ладоги, приводит *Leymus arenarius* (как *Elymus arenarius*) и *Lathyrus maritimus* почти исключительно для зоны дюн и очень редко для песчаных пляжей.

П. Маннеркорпи (Mannerkorpi, 1946) указывает эти виды также на дюнах, к северу от г. Приозерска (бывш. Кексгольм), в месте установки волнореза.



Еще один приморский вид, *Matricaria inodora* var. *maritima*, упомянут среди растений Ладожского побережья финским ботаником Линкола (Linkola, 1916), еще задолго до появления статьи Ю. Д. Цинзерлинга. Последний (1926 : 357) не относит указанную вариацию к числу приморских видов как «недостаточно выясненную систематически и географически».

В настоящее время, после обработки рода *Matricaria* во «Флоре СССР», т. 26, уточнено родовое название и выделен особо вид, произрастающий на побережьях Ладоги. Он оказался аборигенным приморским видом, ранее (Бот. мат. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, 1961, 21 : 347) описанным нами с побережий Белого моря и названным *Tripleurospermum subpolare* Pobed. Вид этот был тщательно изучен нами на месте его произрастания на берегах Белого моря и Ладожского озера, а также и в культуре в Ленинграде, где были высеяны его семена, собранные с побережий Белого моря. В культуре окраска пленчатой части листочков обертки значительно бледнела, становилась светло-бурой, сохраняя при этом характерную ширину и форму.

*T. subpolare* ближе всего стоит к *T. phaeocephalum* (Rupr.) Pobed., от которого отличается коричневато-пленчато-окаймленными, на верхушке более бледными и широкими листочками обертки, с суженой в середине зеленой частью, а не почти черными пленчатыми с треугольной зеленой частью, стеблевыми листьями вверх торчащими и прижатыми к стеблю и красноватыми стеблями.

От *T. maritimum* (L.) Koch (=*Matricaria maritima* L., *M. inodora* β. *maritima* Wahlen.) наш вид отличается листьями обычной консистенции, с удлиненными дольками более узкими, постепенно заостренными в тонкое острие. По первоописанию у Линнея (Linnaeus, 1753 г. : 891), *T. maritimum* обладает несколько мясистыми листьями (foliis bipinnatis subcarnosis), на просмотренном же нами гербарии [с Аландских островов, о. Готланд (Швеция), из Warnemünde (Средняя Европа), Chaume Olonne и Loire-Inférière (Франция)], на всех изученных образцах листья короткие, толстые, тупые, дольки внезапно суженные в короткое острие; листочки обертки с очень узким бурым краем, корзинки мельче, с более короткими язычками краевых цветков, возможно и более многочисленными, чем у *T. subpolare*, что, однако, следует проверить на живом материале, так как на гербарных экземплярах их трудно бывает подсчитать на плохо расправленных корзинках.

Из вышеизложенного можно заключить, что беломорско-ладожский вид *T. subpolare* не идентичен западноевропейскому *T. maritimum*.

Нами *T. subpolare* был встречен на побережье Ладоги в песчаной полосе пляжа у самого уреза воды озера, к северу и югу от бухты Моторной, там же, где произрастают в некотором удалении от берега озера на дюнах *Leymus arenarius* и *Lathyrus maritimus*; реже, иногда единичными экземплярами мы собирали его на западном берегу о. Валаам, на песчаном побережье о. Сореландсари и на южном песчаном берегу о. Мантсинсари.

В литературе (Palmen, 1943; Mannerkorpi, 1946) это растение приводится для песчаных пляжей и прибрежных лугов под названием *Matricaria inodora* и *M. inodora* ssp. *maritima*.

При изучении флоры Ладожских побережий наше внимание привлекла также особая форма *Solanum dulcamara* L., настолько выдержанная в различных географических пунктах приладожья, что сначала была принята за приморский вид *Solanum marinum* (Bab.) Pojark., произрастающий по берегам Атлантического океана, Северного и Балтийского морей. Ладожская форма низкая, 15—30 см выс., с тонкими, деревянистыми, стелющимися, в молодости коротко опушенными стеблями и мелкими жесткими листьями (пластинка 1.5—4 см дл. и 0.7—2 см шир.), без добавочных лопастей при основании или с верхними листьями, иногда с лопастями первоначально коротко опушенными (у взрослых сохраняется опушение по краям и жилкам), с темно-фиолетовыми цветками и широкими эллипсоидными, закругленными на верхушке плодами.

Согласно изучению гербарного материала, *Solanum marinum* обладает толстыми сочными стеблями и листьями, последние при высушивании становятся тонкими, просвечивающими, бумагообразными и значительно более крупными, чем у ладожской формы, верхние листья всегда без добавочных лопастей. Таким образом, ладожская форма *Solanum dulcamara* не идентична с *S. marinum*. К тому же у *S. dulcamara* листья изредка бывают лишены добавочных лопастей при основании, что хорошо выражено у ладожской формы; эллиптические толстые плодики, не суженные на верхушке и мало изменчивые у ладожской формы, у *Solanum dulcamara* весьма изменчивы.

Среди гербарных образцов в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа) мы неоднократно видели образцы *S. dulcamara*, совершенно не отличимые от ладожской формы, но собранные вдали от побережий, например в центральном Тироле, в долине Шнитц (сборы A. Kerner). У этих растений даже верхние листья без добавочных лопастей.

Поэтому приладожские растения паслена правильнее всего рассматривать как прибрежную экологическую форму *S. dulcamara*, обитающую по каменистым побережьям Ладоги и в расщелинах скал, и именовать *Solanum dulcamara* for. *ladogense* m.: foliis integeris duris, fructibus ellipsoidalibus, planta humilis caulibus ligneis prostratis. Typus: Pars australis insulae Mantsinsari, in lapidosis litoralibus, 18 VII 1961, № 351, E. Pobedimova et V. Gladkova.

Помимо указанного местонахождения, эта форма собрана нами на островах в шхерах, к востоку от г. Лахденпохья и к северу от бухты Моторной по западному берегу Ладоги, на каменистой косе.

В 1962 г. эту же форму мы наблюдали на побережье о. Валаам еще в вегетативном состоянии.

К числу приморских растений берегов Ладоги следует отнести и *Juncus balticus* Willd., изредка встречающийся в зоне дюн, но особенно он многочислен на песчаных пляжах и прибрежных лугах (Palmen, 1943). В наших сборах этого вида не имеется.

Ботаники невольно и уже очень давно задумывались над происхождением растений, специфичных для морских побережий, но произрастающих и на берегах пресных водоемов.

В статье Ю. Д. Цинзерлинга (1926) сведена обширная литература по этому вопросу. Сам Цинзерлинг пришел к выводу, что появление приморских растений на берегах озер внутри континента в северо-восточной части Европы происходило, вероятно, аналогично проникновению приморских аборигенов на берега Великих озер в Северной Америке (Harshberger, 1911) по береговой линии, очень увеличивавшейся в период крупных морских трансгрессий.

Однако нет полной аналогии в существовании приморских растений в настоящее время на берегах Великих озер Северной Америки и Ладожского озера в северо-восточной Европе, поскольку Великие озера — соленые, и условия существования там прибрежных растений мало отличаются от приморских, тогда как Ладожское озеро — пресное, в силу чего и экологическая обстановка его берегов иная, чем морских.

Поэтому не удивительно, что приморские галофиты (виды родов *Cakile* и *Honkenya*), в настоящее время произрастающие на берегах Великих озер в Америке, не могли сохраниться при опреснении Ладожского озера, тогда как в период морских трансгрессий, распространявшихся и на Ладожскую котловину, возможно здесь и произрастали.

Вопрос о существовании связи между Балтийским и Белым морями волнует ученых различных специальностей (геологов, зоологов, ботаников, палинологов) уже второе столетие.

До сих пор еще продолжают полемизировать по вопросу о наличии сквозного пролива между Белым и Балтийским морями, а также по вопросу о соединении Ладожского озера с Балтикой, а Онежского озера с Белым морем и о времени таких связей в геологическом прошлом. За последние 30 лет в литературе появилось особенно



много статей как русских, так и иностранных по упомянутым вопросам. С. М. Вислоух и Р. Кольбе (1927) в обстоятельной работе по исследованию диатомовых водорослей Онежского и Лососинского озер указывают, что у них оказалось 37% общих форм с Беломорским флористическим районом, 59% — с Эстляндским. Этим авторы подчеркивают реликтово-морской характер диатомовых водорослей исследованных пресных озер.

Е. Н. Дьяконова-Савельева (1929) исследовала ископаемую фауну водораздела между озерами Сегозером и Онежским и пришла к заключению, что «соединение этих озер могло идти широкой полосой, занимая все пониженные части области, расположенной к югу от Сегозера. Судя по нахождению арктических морских, не способных к активной миграции реликтов в Сегозере, которое относится уже к Беломорскому бассейну, Сегозеро было занято водами именно Арктического океана, т. е. соединение между Онежским озером и Сегозером шло и далее на север к Белому морю».

К. К. Марков (1933) признает несомненным соединение Балтийского (в то время Иольдиевого) моря с Ладожским озером через узкий пролив в северной части Карельского перешейка. Сквозное же соединение Беломорского бассейна через Ладожское озеро с Балтийским он считает недоказанным. Главным основанием для его заключений служит изучение пыльцы торфяника в области Ладожской котловины.

С. В. Яковлева (1933) на основании геологических и зоологических данных приходит к выводу, что в послеледниковое время имела место связь Белого моря с Балтийским через котловины озер Сегозера, Выгозера, Онежского и Ладожского, а также и через Финский залив.

С. А. Яковлев (1934) подробно проанализировал опубликованные к тому времени работы по этому вопросу, нередко с противоположными мнениями одних и тех же авторов в различное время, и на основании находок океанических диатомей в отложениях между Сегозером и Онежским озером, а также в иловатых супесях террасы в Лесном (Ленинград) он приходит к выводу, что морские воды Белого моря через проливы проникали в Онежское и Ладожское озера и были связаны с Балтикой во время Иольдиевого моря.

К. К. Марков (1935) посвятил свою статью главным образом полемике с Яковлевым по вопросу о существовании связи Белого моря с Балтийским. Марков цитирует пять почти одновременных (1933—1934 гг.) работ финских и скандинавских ученых, в которых они приходят к выводу, что Иольдиево море было не одно: ему предшествовало море Z, которое соответствовало готигляциальному морю, а за ним следовало не менее трех стадий Иольдиева моря.

Б. Ф. Земляков, И. М. Покровская и В. С. Шешукова (1941) на основании анализа образцов диатомовых водорослей, взятых с Онежско-Ладожского перешейка, утверждают, что «в северной части Онежско-Ладожского перешейка сохранились следы древнего пролива, принадлежавшего бассейну, имевшему связь с открытым океаном и отвечающему по своим отметкам I Иольдиевому морю в бассейне современного Онежского озера и Онежско-Беломорского перешейка».

С. А. Яковлев (1947) на основании исследования морских отложений Северной равнины пришел к заключению, что в ледниковое время была не одна морская трансгрессия; почти каждый интергляциал сопровождался более или менее крупной морской трансгрессией, кроме третьего неоплейстоценового межледниковья.

М. А. Лаврова (1946, 1948) относит время соединения Белого моря с Балтийским к бореальной трансгрессии, имевшей место в интергляциале между Днепровским (рисским) и Валдайским (вюрмским) оледенениями.

Г. И. Горецкий (1949) также считает, что Карельское межледниковое море, являющееся частью бассейна крупной бореальной трансгрессии днепровско-валдайского межледниковья, занимало глубокие котловины Ладожскую и Онежскую, бо́льшую часть перешейка между ними и водораздел между Онежским озером и Белым морем с озерами Выгозеро, Сегозеро и Ондское. Он старается обосновать наличие указанного моря на многочисленных исследованиях морских диатомей в районе предполагаемого моря. Позднее Горецкий (1951) заканчивает новую статью, посвященную тому же вопросу, следующими словами: «Несомненное соединение Белого моря и Онежского озера существовало только в эпоху днепровско-валдайского межледниковья (Карельское межледниковое море)».

Г. С. Бискэ (1959) в своей обстоятельной работе приводит большой литературный материал последних лет и собственный по послеледниковой истории Ладожского озера и делает следующее заключение: «. . .доказано наличие в северной и северо-восточной частях его побережья осадков атлантического возраста, но нет доказательств их морского генезиса и связи Ладожского озера с Балтикой. . . Достоверно морские осадки послеледникового времени имеются лишь в районах, расположенных близ Белого моря».

Иностранные работы по этому вопросу за тот же период с достаточной подробностью проанализированы в статьях Маркова (1935) и Бискэ (1959).

Невзирая на большие разногласия в цитированной литературе по вопросу о связях в прошлом Ладожского и Онежского озер с морями и осолонения вследствие этого воды в них, объяснить существование в настоящее время на побережьях пресного Ладожского озера типичных приморских растений Балтики (*Leymus arenarius*, *Lathyrus maritimus*, *Juncus*

*balticus*) и Белого моря (*Tripleurospermum subpolare*) иначе как соединением побережий Балтики с Ладогой и с Белым морем мы не можем. Допустимо, что это соединение было разновременное для обоих морей с Ладогой; возможно, что оно было кратковременным, но нельзя отказаться от мысли, что оно существовало. Других путей проникновения аборигенных приморских растений на берега Ладоги не могло быть.

Попутно отметим несколько интересных растений, собранных нами на побережьях Ладоги.

*Veronica maritima* L. — вид, широко распространенный на Кольском полуострове и в Арктике как по морским побережьям, так и внутри континента; на Ладоге, по-видимому, он находится у южных границ своего распространения, так как, помимо типичных образцов его (на островке вблизи восточного берега о. Валаам и на о. Мантсинсари), здесь же были собраны переходные образцы к *V. longifolia* и сам последний вид.

*Rumex maritimus* L. — весьма редкий вид в обследованном нами районе; во «Флоре СССР», т. V, стр. 481, для этого района он не указан, но сборы его из Сортавалы, Петрозаводска и других мест имеются в Гербарии БИНа; нами он собирался всего один раз, по-видимому, в этом районе вид близок к северным границам его распространения. Во «Флоре Мурманской области» он уже не приводится.

*Carex cyperoides* Murr. — осока с обширным ареалом, по которому она распространена спорадически: в Волынско-Донском флористическом районе встречается только в одном месте (Растяпино, Балахн. р.), в Нижне-Донском — только в Хвалынске, в Джунгаро-Тарбагатайском — только на хребте Саур и т. д. На побережьях Ладоги собрана нами в нескольких местах (на о. Сороланcари, в шхерах на островке к востоку от г. Лахденпохья, на побережьях о. Лункулансари и в двух местах на берегах о. Валаам). Везде этот вид встречался в небольших количествах или единично, кроме о. Лункулансари, откуда можно было собрать его для эксикката; одиночными экземплярами в камнях он был рассеян на протяжении почти километра. Морфологически интересный вид, внешне похожий на *Cyperus*, на Ладоге ведет себя как прибрежный.

## ЛИТЕРАТУРА


Б и с к э Г. С. (1953). Геоморфология и четвертичные отложения Северного Приладожья. Изв. Карело-Финск. фил. АН СССР, 4. — Б и с к э Г. С. (1959). Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. — Б и с к э Г. С., Н. Н. Г о р ю н о в а, Г. Ц. Л а к. (1959). Голоцен Карелии. Тр. Карельск. фил. АН СССР, XI. Матер. по геологии Карелии. — В и с л о у х С. М. и Р. К о л ь б е. (1927). Материалы по диатомовым Онежского и Ладожского озер. Тр. Олонецкой научн. эксп., V, 1. — Г о р е ц к и й Г. И. (1949). Карельское межледниковое море. Вопросы географии, 12. — Г о р е ц к и й Г. И. (1951). Доказано ли существование Онежско-Беломорского позднеледникового соединения? Изв. Всесоюзн. географ. общ., 2. — Д ь я к о н о в а - С а в е л ь е в а Е. Н. (1929). К вопросу о позднеледниковом Онего-Беломорском соединении. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., IX, 4. — З е м л я к о в Б. Ф., И. М. П о к р о в с к а я и В. С. Ш е ш у к о в а. (1941). Новые данные о позднеледниковом морском Балтийско-Беломорском соединении. Тр. советск. секц. Международн. ассоц. по изуч. четвертичн. периода, V. — Л а в р о в а М. А. (1946). О географических пределах распространения Бореального моря и его физико-географическом режиме. Тр. Инст. географии, XXXVII. Проблемы палеогеографии четвертичного периода. — Л а в р о в а М. А. (1948). О Балтийско-Беломорском межледниковом соединении. Тр. II Всесоюзн. географ. съезда, II. — Л а к Г. Ц. (1959). Сопоставление ископаемой и современной диатомовой флоры на примере Онего-Ладожского перешейка. Тр. Карельск. фил. АН СССР, XI. Материалы по геологии Карелии. — М а р к о в К. К. (1933). Иольдиево море и проблема позднеледникового Балтийско-Беломорского пролива. I. Изв. Гос. географ. общ., 65, 4. — М а р к о в К. К. (1935). Иольдиево море и проблема позднеледникового Балтийско-Беломорского пролива. II. Изв. Гос. географ. общ., 67, 1. — П о п о в Е. А. (1961). Физико-географическая характеристика шхерной части Ладожского озера. Тр. Лабор. озероведения, XII. — Ц и н з е р л и н г Ю. Д. (1926). Растения морских побережий на берегах озер северо-запада СССР. Журн. Русск. бот. общ., X, 3—4. — Э п ш т е й н С. В. (1941). К вопросу о позднеледниковой трансгрессии Белого моря в Северной Карелии. Тр. советск. секц. Международн. ассоц. по изуч. четвертичн. периода, 5. — Я к о в л е в а С. В. (1933). О Балтийско-Беломорском позднеледниковом соединении. Тр. II. Международн. конфер. ассоц. по изуч. четвертичн. периода





Европы, II. — Я к о в л е в С. А. (1934). К вопросу об Иольдиевом море в Балтике и соединении Балтийского моря с Белым в позднеледниковое время. Изв. Гос. географ. общ., 66, 2. — Я к о в л е в С. А. (1947). О морских трансгрессиях на севере Русской равнины в четвертичное время. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 9. — A i l i o I. (1897). Über Strandbildungen des Litorinameeres auf der Insel Mantsinsaari. Fennia, 14, 9. — A i l i o I. (1915). Die geographische Entwicklung des Ladogasees in postglazialer Zeit. Fennia, 38, 3. — H a r s h b e r g e r J. W. (1911). Phytogeographic Survey of North America in Engler u. Drude Veget. d. Erde, XIII, 3 : 222. — L i n k o l a K. (1916). Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. Acta Societat. pro Fauna et Flora Fennica, 45, 1. — M a n n e r k o r p i P. (1946). *Gentiana pneumonanthe* L. und die Vegetation der offenen Ufer bei Käkasalmi am Laatokka-See. Annal. Bot. Soc. Zoolog. Bot. Fenn. «Vanamo», 21, 5. — N y l a n d e r W. (1852). Collectanea in flore Karelicam. Notis. u. S. pro Fauna et Flora Fennica, 2. — P a l m e n E. (1943). Kenntnis der Flora und Vegetation eines Uferabschnitts am Laatokka-see nördlich der Syväri-Mündung. Annal. Bot. Soc. Zoolog. Bot. Fenn. «Vanamo», 19.



Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.


---

## ON THE MARITIME ELEMENTS OF THE LAKE LADOGA COASTAL FLORA

**By E. G. Pobedimova**

### SUMMARY


The presence of aboriginal maritime plants on the shores of Lake Ladoga, such as *Leymus arenarius* Osbeck, *Lathyrus maritimus* (L.) Bigel., *Tripleurospermum subpolare* Pobed. and *Juncus balticus* Willd., is explained by the author as caused by historical factors, by the communication of the now fresh-water lake with marine basins of the Baltic and White Seas in the past. Interesting floristic finds, such as *Veronica maritima* L., *Rumex maritimus* L. and *Carex cyperoidees* Murr., are mentioned in the article.


---

УДК 581.524.44 (282.251.1) : 528.9

А. С. Карпенко

# ГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА БАССЕЙНА НИЖНЕГО АМУРА

(Анализ новой геоботанической карты)

С 6 рисунками

(Получено 29 XI 1963)

Автором настоящей статьи совместно с В. А. Розенбергом, Ю. И. Манько и Г. Э. Куренцовой при участии А. В. Белова на территорию бассейна нижнего Амура (рис. 1)[1] составлена геоботаническая карта (рис. 2). Она вошла составной частью в «Карту растительности бассейна Амура» того же масштаба (Грибова и Карпенко, 1964). Работа велась под общим руководством чл.-корр. АН СССР В. Б. Сочавы.

Площадь бассейна нижнего Амура равна примерно 230 тыс. кв. км. При работе над картой использованы все имеющиеся картографические и литературные материалы и результаты личных наблюдений ее авторов.

До недавнего времени наиболее подробные картографические сведения о растительности этой территории давала «Геоботаническая карта СССР» (1954). На ней вся растительность бассейна нижнего Амура была показана 12 подразделениями, а приводимая в нашей статье карта (рис. 2) насчитывает 39 номеров легенды.

## ЛЕГЕНДА ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ КАРТЫ БАССЕЙНА НИЖНЕГО АМУРА

### А. Растительность низменностей, равнин и низких плато

#### I. Лиственничные леса и водораздельные мари

1. Лиственничные среднетаежные зеленомошно-багульниковые леса.
2. Лиственничные сфагновые мари.
3. Сфагновые болота, частью с лиственницей и местами с кедровым стлаником.

Производные леса

4. Белоберезовые мохово-травяные на месте среднетаежных лиственничных лесов.

5. Лиственничные травяные и аулякомниево-сфагновые мари.
6. Лиственничные подтаежные травяно-кустарниковые леса с участием неморальных трав, дуба и черной березы.

Производные леса

7. Белоберезовые травяные в сочетании с ерниково-тальниковыми зарослями и лугами на месте подтаежных лиственничных лесов.

#### II. Пихтово-еловые леса

8. Пихтово-еловые средне- и южнотаежные зеленомошные с преобладанием ели, реже пихты.

[1] Рисунки к статье оформлены группой чертежников-картографов Лаборатории географии и картографии растительности Отдела геоботаники БИН АН СССР под общим руководством А. А. Гербиха: рис. 1 выполнил Г. Н. Уваров, рис. 2 и 5 — А. Н. Шаблиовская, рис. 3, 4, 6 — А. Н. Шаблиовская и Е. В. Шабалина.



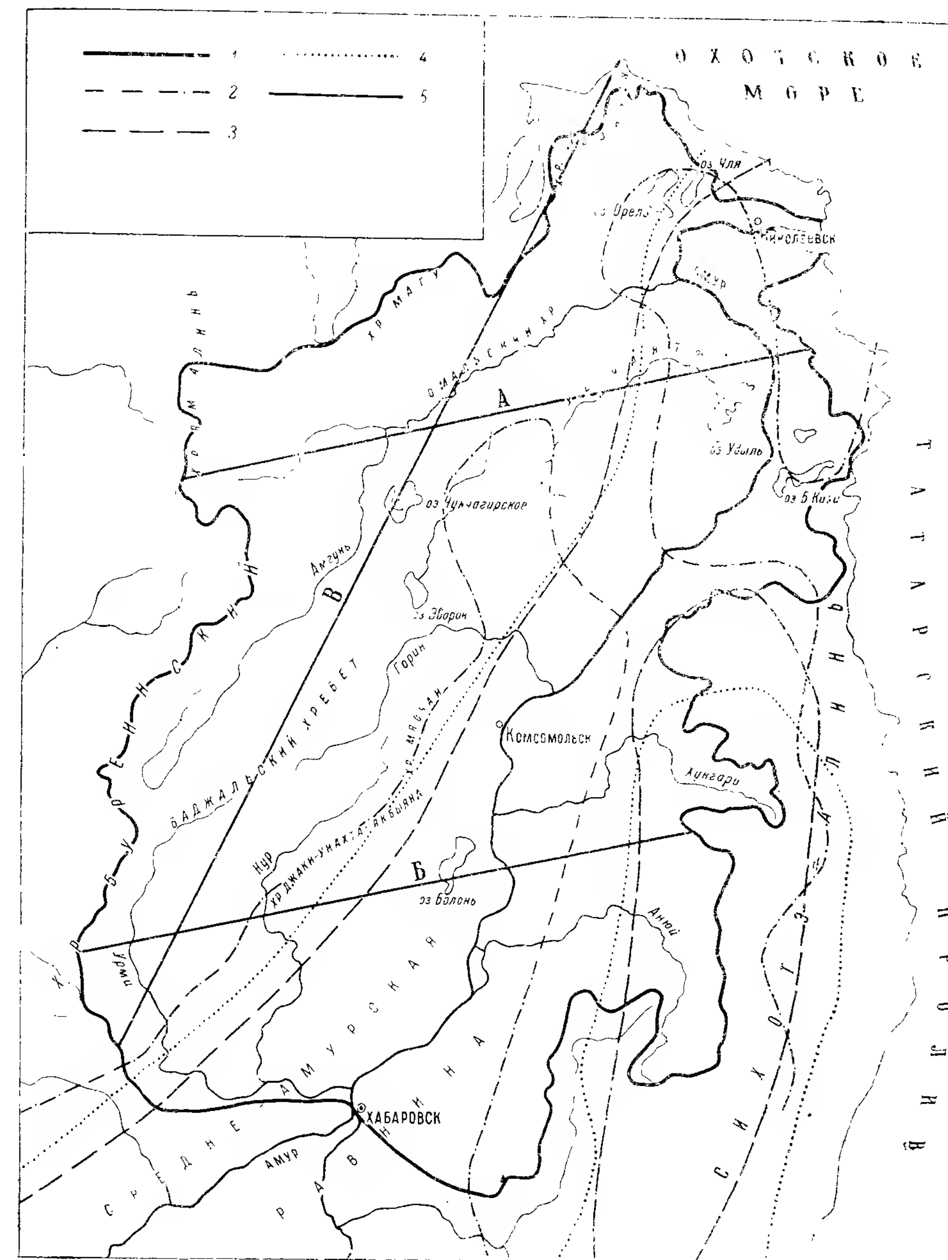



Рис. 1. Схематическая карта бассейна нижнего Амура.

*1* — границы бассейна нижнего Амура. Южная граница распространения вечной мерзлоты: *2* — по В. А. Кудрявцеву (1954), *3* — по И. Я. Баранову (1956), *4* — по А. И. Попову (1962), *5* — профили *А*, *Б*, *В*

Производные леса

9. Лиственничные травяно-кустарничковые на месте средне- и южнотаежных пихтово-еловых лесов.
10. Белоберезовые мохово-травяные на месте средне- и южнотаежных пихтово-еловых лесов.

11. Пихтово-еловые подтаежные с неморальными элементами в покрове и подлеске, местами с примесью широколиственных пород и кедра.

Производные леса и сельскохозяйственные земли

12. Лиственничные травяно-кустарничковые на месте подтаежных пихтово-еловых лесов.
13. Белоберезовые травяные на месте подтаежных пихтово-еловых лесов.

Площади основных сообществ восстановленного растительного покрова бассейна нижнего Амура

| Растительные сообщества | Площадь | |
|---|---|---|
| | в тыс. км | в % от всей площади бассейна |
| Пихтово-еловые леса | 121322.6 | **53** |
| Пихтово-еловые средне- и южнотаежные зеленомошные леса | 91876.6 | 40 |
| равнинные | 20734.4 | 9 |
| горные | 71142.2 | 31 |
| Пихтово-еловые подтаежные леса с неморальными элементами | 29446.0 | 13 |
| равнинные | 12835.2 | 6 |
| горные | 16610.8 | 7 |
| Кедрово-широколиственные леса | 7430.3 | **3** |
| равнинные | 3081.4 | 1 |
| горные | 4348.9 | 2 |
| Лиственничные леса и мари | 44581.1 | **19** |
| равнинные | 37749.9 | 16 |
| лиственничные среднетаежные мари | 16073.2 | 7 |
| сфагновые болота частью с лиственницей и местами с кедровым стлаником | 10161.8 | 4 |
| лиственничные южнотаежные мари | 3921.7 | 2 |
| лиственничные подтаежные леса | 7593.2 | 3 |
| горные | 6831.2 | 3 |
| Подгольцовые заросли кедрового стланика | 6035.3 | **3** |

Бассейн нижнего Амура в доагрикультурное время являлся областью господства темнохвойной тайги, что отчетливо видно на рис. 2 и 3. Она в общей сложности покрывала 53% площади бассейна (см. таблицу). Именно здесь, на нижнем Амуре, темнохвойная тайга Дальнего Востока достигала наибольшего развития (Сочава, 1956; Стариков, 1960, 1961; Колесников, 1961а; Грибова и Карпенко, 1964).

Широкое распространение темнохвойных лесов здесь обусловлено рядом особенностей климата: 1) большим количеством осадков (не менее 550—600 мм); 2) высокой влажностью всего вегетационного периода вследствие муссонного характера выпадения осадков; 3) значительной мощностью снежного покрова (не менее 40—60 см, а на западных склонах Сихотэ-Алиня она превышает в некоторых местах 100 см, причем снег лежит устойчиво на протяжении 180 и более дней); 4) невысокими средними летними температурами, не превышающими 16—18°; 5) невысокой испаряемостью, в результате чего разность осадков и испаряемости в этом районе составляет 200—300, местами 400 мм.

Как известно, дальневосточная темнохвойная тайга в своем происхождении связана с горами (Сочава, 1944; Толмачев, 1954), поэтому ее преобладание в коренном растительном покрове анализируемой территории в немалой степени зависело от широкого развития здесь горного рельефа. Горная растительность бассейна составляет 46% от всей его площади (рис. 1 и 5). Однако в процессе эволюции темнохвойные леса в районах, где этому благоприятствуют климатические условия, спустились с гор на равнины. Подсчеты площадей по карте показали, что 28% всей площади, занятой темнохвойной тайгой, приурочено к равнинным местообитаниям: к обширным террасам Амура и его крупных притоков, к мелкосопочному и увалистому рельефу, к плато западных предгорий Сихотэ-Алиня и т. д.

Существенным фактором, лимитировавшим распространение темнохвойных лесов во все времена, является вечная мерзлота. Южная граница ее развития (по разным авторам) показана на рис. 1, из которого видно, что значительная часть бассейна нижнего Амура лежит в пределах распространения вечной мерзлоты. Однако в горах, особенно в нижних и средних частях склонов, вечномерзлые породы лежат на значительной глубине (в несколько метров). По расчетам В. А. Кудрявцева (1954), температура горных пород на высотах до 600—800 м в слое 5—10 м глубины не падает



формация уссурийско-корейских сложных темнохвойных лесов. — Со-

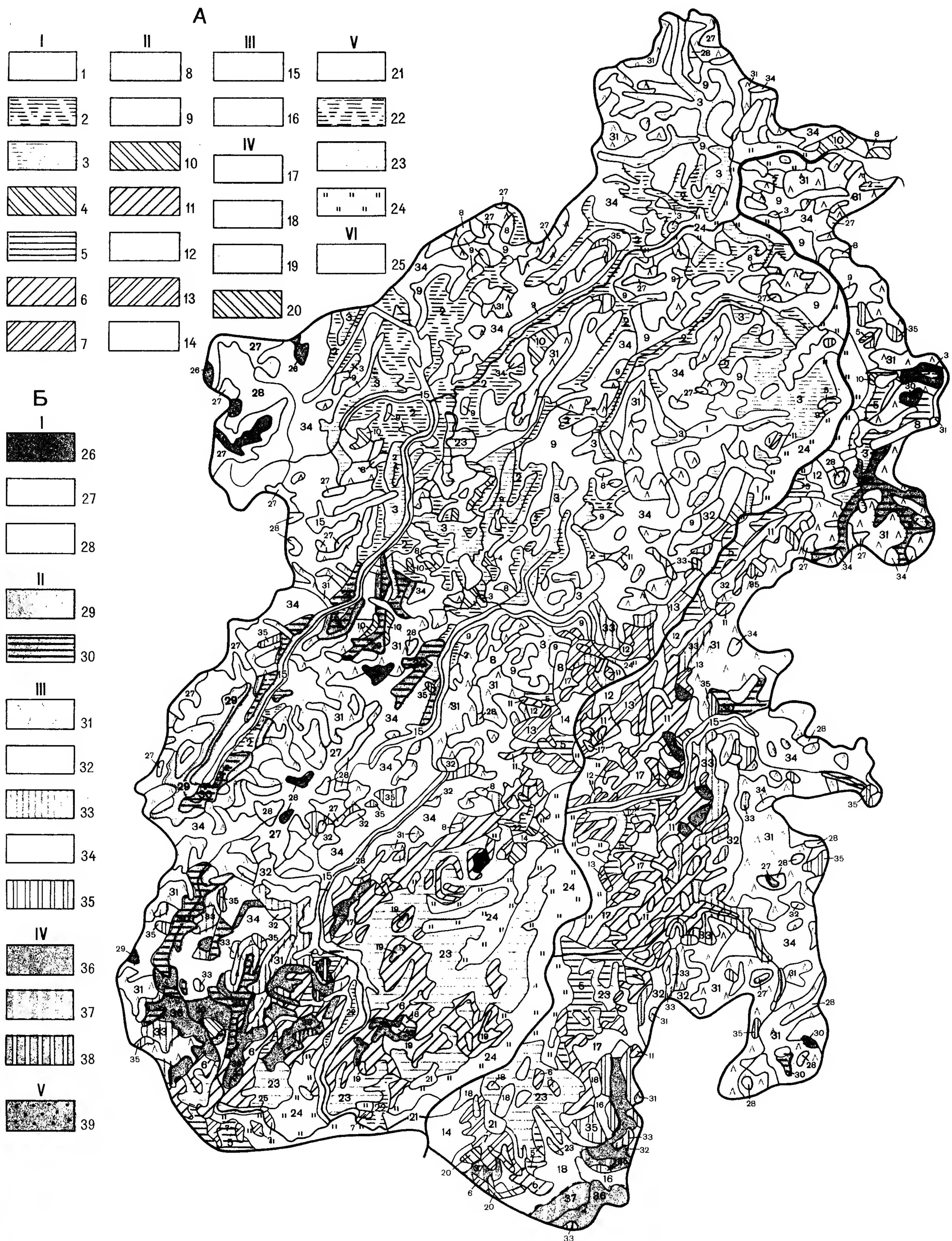



Рис. 2. Геоботаническая карта бассейна нижнего Амура.

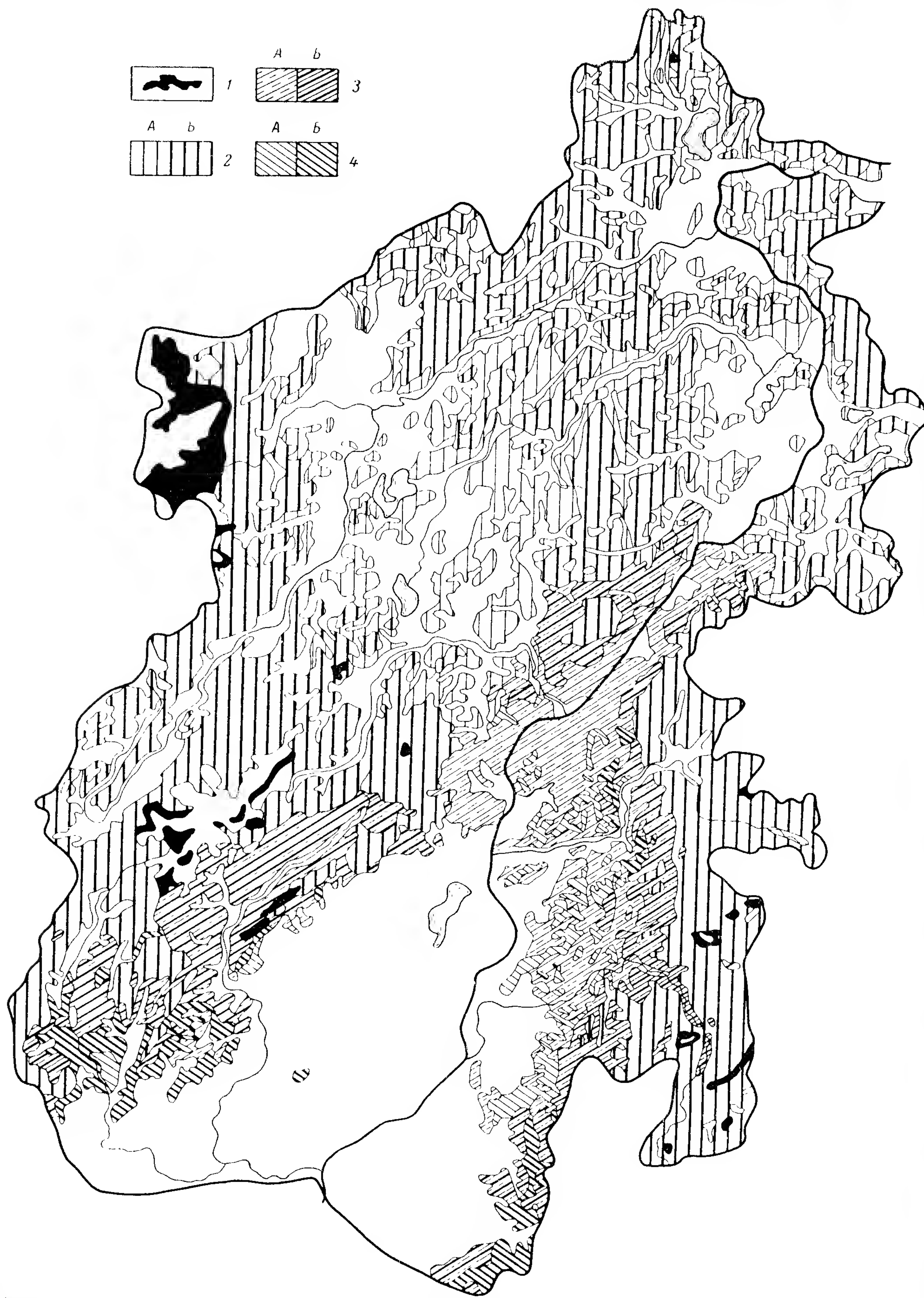



Рис. 3. Карта распространения темнохвойных и кедрово-широколиственных лесов (восстановленная растительность).

1 — подгольцовые еловые редколесья; 2 — пихтово-еловые зеленомошные леса; 3 — пихтово-еловые леса с неморальными элементами, 4 — кедрово-широколиственные леса А — равнинные леса; Б — горные леса.

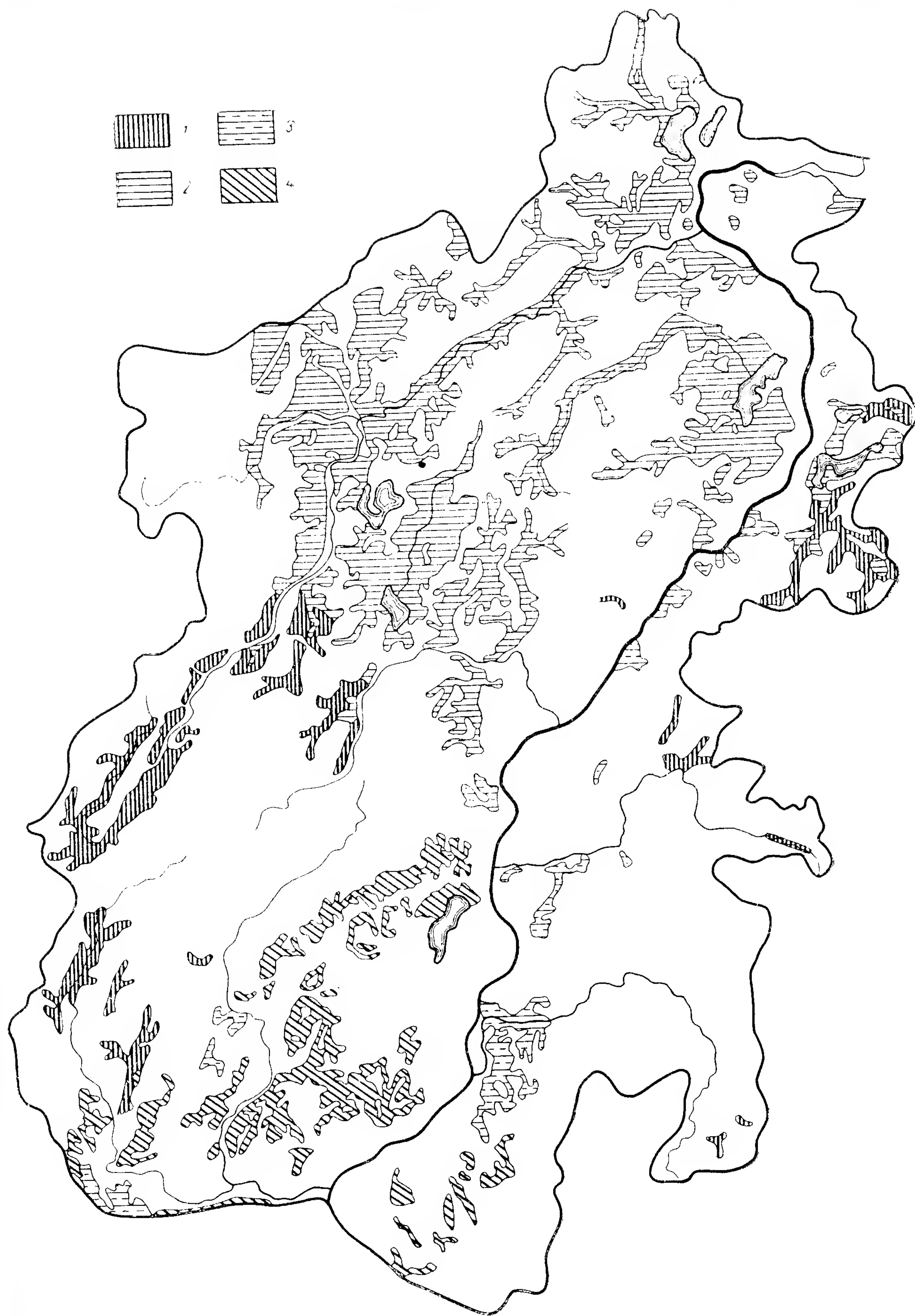



Рис. 4. Карта распространения лиственничных лесов и марей (восстановленная растительность).

1 — лиственничные мохово-кустарничковые леса в межгорных депрессиях и широких горных долинах; 2 — лиственничные сфагновые мари и сфагновые болота, отчасти с лиственницей; 3 — лиственничные травяные и аулякомниево-сфагновые мари; 4 — лиственничные подтаежные леса с участием неморальных трав, кустарников, дуба и черной березы

ниже — 2°. Это не препятствует развитию
нимаются местами до высот 1100—1300 м.
Амгунь-Амурского междуречья с высотами
вечной мерзлоты.

Вместе с тем на обширных заболоченны
лота лежит неглубоко и широко распрост
за лето, по данным А. Л. Биркенгофа (1940
35—40 до 50—70 см. Близкое залегание мерз
хвойных лесов, которые в этих местообитан
и марями, а также болотами (Сочава, 1934,
Таким образом, в бассейне нижнего Аму
для роста темнохвойных лесов лишь в верх
виальных равнинах.

Темнохвойную тайгу в бассейне н
ция аянских еловых лесов (Сочава,
лесов (Колесников, 1956а). Ее слагают
*lepis* Maxim., местами с небольшой

Среди пихтово-еловых лесов рас
обладали таежные зеленомошные л
ных темнохвойных лесов. — Сочава,
бассейна (рис. 3 и таблица).
в северной половине бассейна (
почти полностью низкогорные х
Охотского водоразделов, северный
аллювиальных равнин, являясь о
ных сообществ таежных районов
горьям и отчасти (в южных районах
и Сихотэ-Алиня зеленомошные
на юг (почти до широты оз. Ханк

Особенностью строения сохран
высокая сомкнутость древостоя (0.
ность, слабое развитие или отсут
кров из обычных лесных мхов
*Hylocomium splendens* (Hedw.) Br.,
(Hedw.) Warnst. и др., небольшое
крова.

Наибольшим распространени
лесов пользовались мелкотрав
мошные сообщества. Первые об
и увалистого рельефа, наибол
В них по сплошному моховому
зуют разреженный ярус виды та
*canadense* (L.) Graebn., *Majan*
*borealis* L., *Mitella nuda* L., *C*
(L.) Rchb., *Goodyera repens* (L.
*Oxalis acetosella* L. и др. По на
северном Сихотэ-Алине число
группы лесов обычно не пре

Для низкогорных и средн
характерны также кустарни
с преобладанием в травяно-ку
(*Vaccinium ovalifolium* Smith)
при некотором участии в мох
и сфагнов (Розенберг, 1959).

В это же объединение з
менее распространенные соб
травянистых и кустарничко
ляры разбросаны поодиночк
из обычных блестящих мх

По сравнению с зеленом
этой формации — пихтово-
формация уссурийско-коре

ниже —2°. Это не препятствует развитию здесь темнохвойных лесов, которые поднимаются местами до высот 1100—1300 м. По его же расчетам, значительная часть Амгунь-Амурского междуречья с высотами до 300—400 м лежит вообще вне области вечной мерзлоты.

Вместе с тем на обширных заболоченных аллювиальных равнинах вечная мерзлота лежит неглубоко и широко распространены перелетки. Глубина оттаивания за лето, по данным А. Л. Биркенгофа (1940) и нашим наблюдениям, колеблется от 35—40 до 50—70 см. Близкое залегание мерзлоты резко ограничивает развитие темнохвойных лесов, которые в этих местообитаниях замещены лиственничными лесами и марями, а также болотами (Сочава, 1934, 1945; Колесников, 1938; Орлов, 1955). Таким образом, в бассейне нижнего Амура показатели мерзлоты неблагоприятны для роста темнохвойных лесов лишь в верхнем поясе гор и на заболоченных аллювиальных равнинах.

Темнохвойную тайгу в бассейне нижнего Амура образует одна формация аянских еловых лесов (Сочава, 1944) или амурских пихтово-еловых лесов (Колесников, 1956а). Ее слагают *Picea ajanensis* Fisch. и *Abies nephrolepis* Maxim., местами с небольшой примесью *P. obovata* Ldb.

Среди пихтово-еловых лесов рассматриваемой территории резко преобладали таежные зеленомошные леса (субформация амурских обедненных темнохвойных лесов, — Сочава, 1944), занимавшие 40% всей площади бассейна (рис. 3 и таблица). Они достигали наибольшего развития в северной половине бассейна (рис. 3 и 5А). Здесь они покрывали почти полностью низкогорные хребты Амгунь-Амурского и Амгунь-Охотского водоразделов, северный Сихотэ-Алинь и дренированные участки аллювиальных равнин, являясь основным плакорным типом растительных сообществ таежных районов бассейна нижнего Амура. По среднегорьям и отчасти (в южных районах) по высокогорьям Буреинского хребта и Сихотэ-Алиня зеленомошные пихтово-еловые леса проникали далеко на юг (почти до широты оз. Ханка).

Особенностью строения сохранившихся участков этих лесов являются: высокая сомкнутость древостоя (0,8—1, местами больше 1), разновозрастность, слабое развитие или отсутствие подлеска, сплошной моховой покров из обычных лесных мхов — *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. et Gmb., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. и др., небольшое видовое разнообразие травяного покрова.

Наибольшим распространением среди зеленомошных пихтово-еловых лесов пользовались мелкотравно-зеленомошные и кустарничково-зеленомошные сообщества. Первые обычны для низкогорного, мелкосопочного и увалистого рельефа, наиболее развитого в северной части бассейна. В них по сплошному моховому покрову (часто довольно мощному) образуют разреженный ярус виды таежного мелкотравья: *Chamaepericlymenum canadense* (L.) Graebn., *Majanthemum bifolium* (L.) F. Schmidt, *Linnaea borealis* L., *Mitella nuda* L., *Coptis trifolia* (L.) Salisb., *Calypso bulbosa* (L.) Rchb., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Oxalis acetosella* L. и др. По наблюдениям автора в бассейне Амгуни и на северном Сихотэ-Алине число травянистых видов в фитоценозах этой группы лесов обычно не превышает 20—25.

Для низкогорных и среднегорных участков северного Сихотэ-Алиня характерны также кустарничково-зеленомошные пихтово-еловые леса с преобладанием в травяно-кустарничковом покрове брусники, черники (*Vaccinium ovalifolium* Smith), багульника (*Ledum macrophyllum* Tolm.) при некотором участии в моховом покрове *Polytrichum commune* Hedw. и сфагнов (Розенберг, 1959).

В это же объединение зеленомошных пихтово-еловых лесов входят менее распространенные собственно зеленомошные леса, в которых число травянистых и кустарничковых видов едва достигает 10—15, их экземпляры разбросаны поодиночке, реже латками по мощной моховой подушке из обычных блестящих мхов и *Polytrichum commune*.

По сравнению с зеленомошными пихтово-еловыми лесами другая часть этой формации — пихтово-еловые леса с неморальными элементами (субформация уссурийско-корейских сложных темнохвойных лесов, — Со-

чава, 1944) — пользовалась несколько меньшим распространением (см. рис. 3 и таблицу): на их долю приходилось 13% всей площади бассейна нижнего Амура. Наибольшего развития эти леса достигали за пределами последнего (на среднем и южном Сихотэ-Алине, особенно на западном склоне последнего). По долине Амура они полосой проникали довольно далеко на север: широко распространялись до устья р. Лимури, отдельными участками по благоприятным местообитаниям доходили до оз. Б. Кизи.

На геоботанической карте бассейна нижнего Амура (рис. 2) пихтово-еловые леса с неморальными элементами показаны двумя подразделениями: северный вариант их — пихтово-еловые травяные леса с участием неморальных трав и кустарников при слабом развитии мохового покрова; южный вариант — пихтово-еловые леса с участием в древостое кедра корейского и широколиственных пород (*Tilia amurensis* Rupr., *T. taqueti* C. K. Schn.), подлеском из неморальных видов (*Corylus manshurica* Maxim., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *Eleutherococcus senticosus* Maxim.) и редким травостоем.

В отличие от таежных зеленомошных лесов эти леса на нижнем Амуре в большей мере (44% от всей площади их распространения в коренном покрове) связаны с равнинными местообитаниями (рис. 3 и 5Б).

Темнохвойная тайга на высоких горных массивах бассейна нижнего Амура сменяется подгольцовыми редколесьями, в меньшей мере пострадавшими от рук человека, которые слагаются елью аянской с некоторым участием каменной березы (а иногда и рощами ее) и подлеском из кедрового стланика (рис. 3 и 5). На Сихотэ-Алине они образуют узкие кольца вокруг высоких вершин или венчают их и в масштабе карты контурами обычно не могут быть показаны. Это же относится и к вершинам небольших хребтиков водораздела Амгуни и Амура. На массивном Буреинском хребте, вздымающем свои вершины до 2000 м и больше, пояс подгольцовых редколесий развит довольно широко.[1] Здесь наблюдается заметное участие в сложении редколесий лиственницы даурской. Увеличение ее роли в коренных лесах и редколесьях Буреинского хребта является отражением не столько вертикальной поясности, сколько роли этого хребта как рубежа между областями темнохвойной тайги (бассейн нижнего Амура) и светлохвойной — лиственничной — тайги (бассейн среднего и верхнего Амура).

Выше подгольцовые редколесья сменяются зарослями кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Rgl. (рис. 2 и 5), которые покрывают отдельные вершины гор Сихотэ-Алиня и амгунь-амурского междуречья, а на Буреинском хребте образуют пояс на высотах от 1300—1500 м до 1900—2000 м. Общая площадь зарослей кедрового стланика на нижнем Амуре составляет около 3%.

Самые высокие горы на Буреинском хребте и северном Сихотэ-Алине покрыты горными тундрами (рис. 2 и 5). Переходную полосу между зарослями кедрового стланика и тундрами образуют разреженные заросли его в сочетании с сообществами горных тундр. Развитие горных тундр на других хребтах бассейна нижнего Амура незначительно. Их общая площадь, по данным карты, составляет лишь 0.03% от территории бассейна.

С помощью геоботанической карты и особенно профилей, построенных на ее основе, изучается положение в разных частях бассейна вертикальных пределов леса и других растительных сообществ. Сопоставление геоботанической карты (рис. 2) и профилей (рис. 5), приводимых в нашей статье, с опубликованными после их составления данными Б. П. Колесникова (1961а, 1961б) и В. А. Розенберга (1961) о высотных границах растительных сообществ показало высокую степень их увязки. Вместе с тем карта и использованные при ее создании материалы позволяют

[1] При подсчетах площадей контуры подгольцовых редколесий отнесены к горным пихтово-еловым зеленомошным лесам.



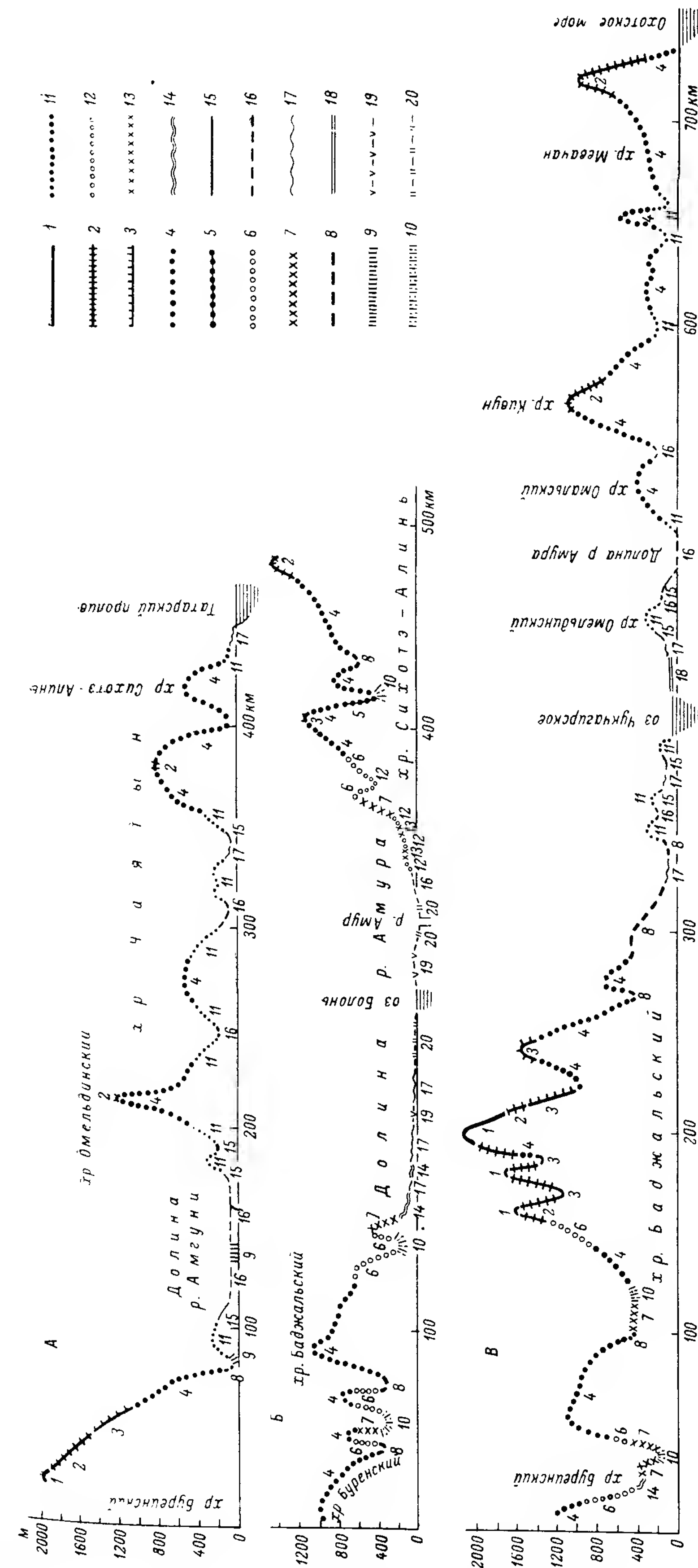



Рис. 5. Геоботанические профили (их положение показано на рис. 1).

Растительность гор. *1* — тундры; *2* — заросли кедрового стланика; *3* — еловые и лиственнично-еловые подгольцовые леса и редколесья; *4* — еловые и пихтово-еловые зеленомошные леса; *5* — пихтово-еловые травяные леса с неморальными элементами в покрове и подлеске; *6* — пихтово-еловые редкотравные леса с участием в древостое кедра корейского и широколиственных пород; *7* — кедрово-широколиственные леса; *8* — лиственничные багульниковые заболоченные леса; *9* — тальниково-чозениево-тополево-елово-пихтовый ряд ассоциаций пойм; *10* — лугово-тальниково-ильмовый ряд ассоциаций пойм. Растительность равнин: *11* — пихтово-еловые зеленомошные леса; *12* — пихтово-еловые леса с неморальными элементами в подлеске и травяном покрове; *13* — кедрово-широколиственные леса; *14* — лиственничные травяно-кустарниковые леса с участием неморальных трав, дуба и черной березы; *15* — лиственничные зеленомошно-багульниковые и сфагново-багульниковые леса; *16* — лиственничные сфагновые леса с ярусом из ерника; *17* — сфагновые и осоково-сфагновые мари с редкой лиственницей и ярусом из ерника, тальника и кедрового стланика; *18* — травяно-моховые кочкарные болота; *19* — осоково-вейниковые низинные луга и болота; *20* — вейниковые и осоково-вейниковые пойменные луга.

распространить в общих чертах на всю закартированную территорию данные названных авторов, полученные ими в результате полевых наблюдений в отдельных районах. Так, например, широтные профили (рис. 5А и 5Б) позволяют судить о положении верхнего предела леса и сообществ подгольцового и гольцового поясов в зависимости от близости к океану. Профиль, проведенный вдоль оси Баджальского хребта (рис. 5В), дает наглядную картину зависимости вертикальных пределов растительности от широты.

В южных районах анализируемой территории в наиболее благоприятных климатических и эдафических условиях на смену широко распространенным темнохвойным лесам приходят кедрово (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.)-широколиственные леса. Они развиваются на останцовых поверхностях (увалах) подгорных равнин (западные предгорья Сихотэ-Алиня, южные Буреинского хребта). Лишь на самом юге бассейна нижнего Амура они поднимаются на нижние части горных склонов (рис. 3, 5Б и 5В). На карте распространения темнохвойных и кедрово-широколиственных лесов в коренном покрове (рис. 3) видно, что последние здесь встречались лишь небольшими разрозненными массивами, постепенно укрупнявшимися к южным пределам бассейна. Это самые северные форпосты данной формации, которая достигает своего полного развития южнее, на среднем и южном Сихотэ-Алине, южных отрогах Буреинского хребта и в северо-восточном Китае.

В бассейне нижнего Амура кедрово-широколиственные леса представлены своим северным вариантом — кедрово-широколиственными лесами со значительной примесью темнохвойных пород — ели аянской и пихты белокорой (северные кедровники, по Колесникову, — 1954, 1956б; Колесников и др., 1959). Из широколиственных пород для них характерна примесь лип (*Tilia amurensis*, *T. taqueti*), дуба монгольского, ясеня (Соловьев, 1958). Общая площадь, занятая ими в восстановленном растительном покрове бассейна нижнего Амура, составляет всего лишь 3% (см. таблицу).

Кроме темнохвойных и кедрово-широколиственных лесов, большое значение в сложении растительного покрова данной территории в прошлом и особенно в настоящее время имеют лиственничные леса из *Larix dahurica* Turcz. В отличие от темнохвойных и кедрово-широколиственных лесов, связанных в своем происхождении и распространении с влажным, морским, муссонным климатом, лиственничные леса типичны для континентальных районов Сибири. На нижнем Амуре они в естественном состоянии (восстановленный покров) занимали местообитания, неблагоприятные для роста темнохвойных лесов: аллювиальные равнины и межгорные депрессии, где процессы заболачивания, близкое залегание мерзлоты и застаивание холодных воздушных масс препятствуют распространению темнохвойных пород, но не даурской лиственницы (рис. 4). Поэтому лиственничная формация в коренном растительном покрове бассейна нижнего Амура представлена в основном заболоченными лесами, их наиболее заболоченные варианты с рединой лиственницы называют марями. В целом сообщества с участием лиственницы покрывали 19% всей площади бассейна.

В межгорных депрессиях и широких горных долинах по холодным и частью заболоченным днищам и склонам развивались лиственничные мохово-кустарничковые, обычно багульниковые леса, местами чередующиеся со сфагновыми болотами. Выше по склонам гор они сменялись темнохвойной тайгой (рис. 5), образуя переходную полосу елово-лиственничных и лиственнично-еловых лесов.

На равнинах в пределах средней и отчасти южной тайги (по среднему течению Амгуни, в низовьях Амгуни и Амура, на Эворон-Горинской и Удыльской депрессиях — рис. 5А и 5В) наиболее заболоченные местообитания, периодически затопляемые во время паводков, заняты сфагновыми и осоково-сфагновыми, местами кочкарными, марями с редкой лиственницей и плосколистной березой. По участкам, менее подверженным



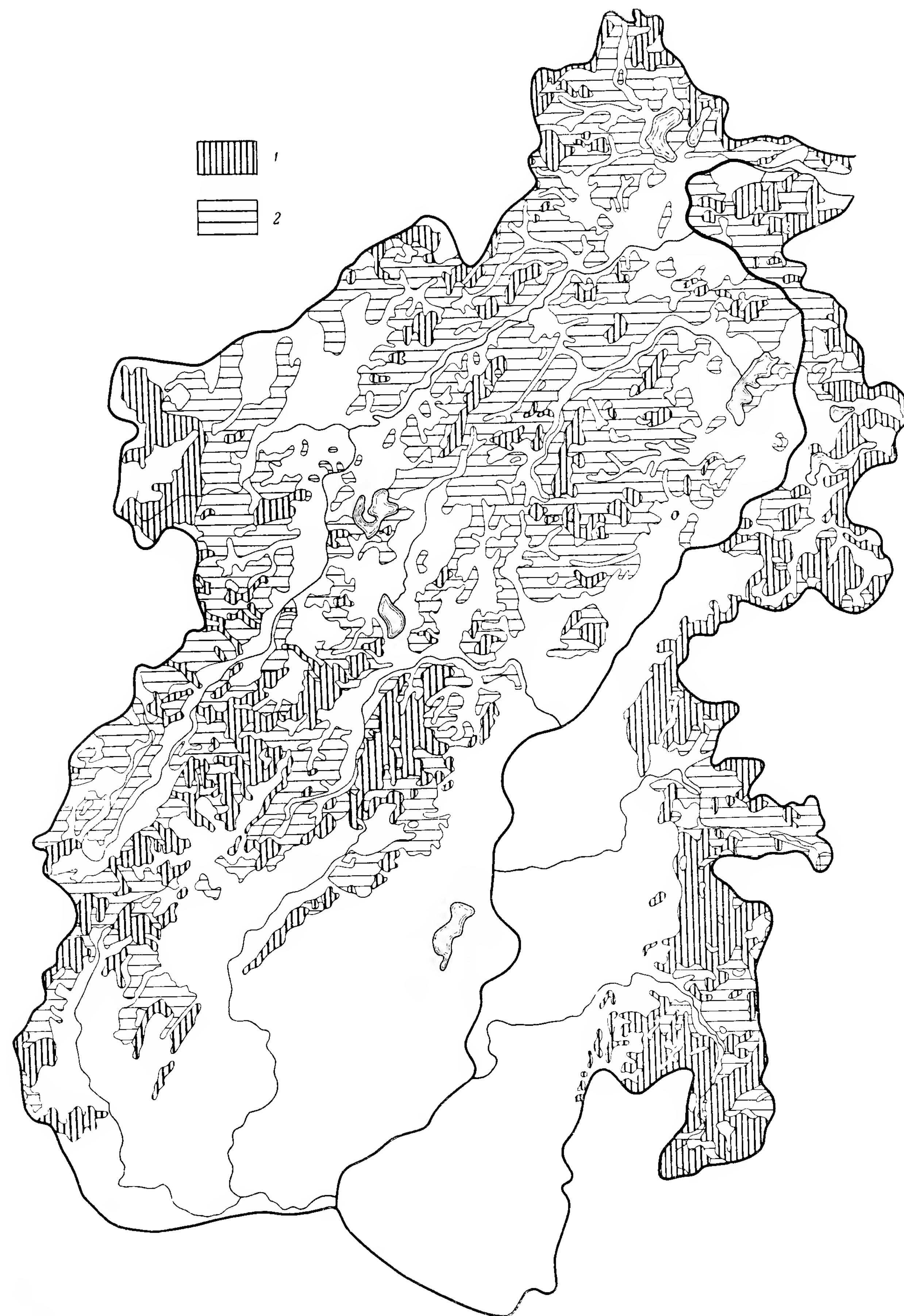



Рис. 6. Карта современного распространения пихтово-еловых таежных зеленомошных лесов (*1*) и возникших на их месте лиственничных (*2*).

распр
даннь
денй
и 5Б)
подго.
Профі
нагля
от ш
В
ных
стран
et Zu
верхн
Алиня
Амура
5Б и
листве
встреч
укруп
посты
нее, 1
хребта
В
ставле
сами
пихты
Колес
терна
(Солов
тельно
(см. та
Кр
значен
лом и
*dahuri*
лесов,
морски
нентал
стояни
приятн
межгор
мерзло
простр
Поэтом
сейна
их нап
марями
площад
В м
и часті
мохово-
щиеся с
хвойної
ничных и лиственнично-еловых лесов.

На равнинах в пределах средней и отчасти южной тайги (по среднему течению Амгуни, в низовьях Амгуни и Амура, на Эворон-Горинской и Удыльской депрессиях — рис. 5А и 5В) наиболее заболоченные местообитания, периодически затопляемые во время паводков, заняты сфагновыми и осоково-сфагновыми, местами кочкарными, марями с редкой лиственницей и плосколистной березой. По участкам, менее подверженным



затоплениям, но также значительно заболоченным, с близким залеганием вечной мерзлоты, развиваются сфагновые кустарничковые мари с редкой лиственницей и ярусом из ерника, голубики, тальника и кедрового стланика, чередующиеся с осоковыми болотами. Эти мари распространены гораздо шире первых. Несколько более дренированным местообитаниям свойственны низкобонитетные лиственничные зеленомошно-багульниковые и сфагново-багульниковые леса и сфагновые лиственничники с ярусом из ерника.

В пределах южной тайги и подтайги (по долине Амура) развиваются лиственничные травяные и аулякомниево-сфагновые мари (Колесников. 1947), местами в них отмечены отдельные крайне угнетенные экземпляры ели аянской.

По пологим шлейфам хребтов, постепенно переходящим в обширную, весьма заболоченную среднеамурскую депрессию, некоторое распространение получили подтаежные лиственничные леса (рис. 4 и 5Б). Среди них наиболее дренированные местообитания занимают лиственничные травяно-кустарниковые (леспедеца, лещина, рододендрон) леса с дубом монгольским и черной березой во втором ярусе. Несколько шире их на слабо дренированных водоразделах, пологих склонах и надпойменных террасах распространены заболачивающиеся травяные лиственничники с подлеском из ив и ольхи, иногда ерника. По мере усиления процессов заболачивания эти подтаежные лиственничные леса сменяются ивовыми и ерниковыми зарослями и травяно-моховыми болотами, а в систематически затопляемой пойме Амура и его крупных притоков — вейниковыми и осоково-вейниковыми лугами (рис. 2 и 5Б).

Все отмеченные выше особенности и закономерности распространения растительности относятся к коренному (восстановленному) покрову, который лишь в весьма незначительной степени сохранился к настоящему времени. Геоботаническая карта позволяет судить и о степени изменения человеком растительного покрова. На территории бассейна нижнего Амура основным фактором, сильно меняющим естественное соотношение растительных сообществ и обусловливающим формирование новых, являются пожары, которые широко были распространены в прошлом и случаются еще в настоящее время. На растительность этой территории в гораздо меньшей степени повлияли рубка лесов, распашка земель и другие стороны хозяйственной деятельности человека.

Пожары на обширных пространствах привели к значительной перестройке растительного покрова. От них в первую очередь пострадали темнохвойные леса. Например, площадь, занятая таежными (зеленомошными) пихтово-еловыми лесами, к настоящему времени резко сократилась и составляет всего лишь 15% от всей площади бассейна и 37% от площади их былого распространения. Это наглядно видно при сопоставлении рис. 3, на котором показано размещение темнохвойной тайги в ее бывшем естественном состоянии, и рис. 6 отражающего ее современное распространение. Темнохвойные леса сохраняются небольшими массивами в верхних поясах гор, верховьях долин и в других наименее доступных для человека и огня местах (рис. 1 и 6). Конечно, в первую очередь пострадали равнинные леса, среди которых теперь уже почти невозможно найти коренные фитоценозы.

При сопоставлении карт, изображенных на рис. 3 и 6, легко проследить резкое увеличение площади лиственничников за счет темнохвойных лесов. Лиственница — довольно стойкая по отношению к огню и хорошо возобновляющаяся после пожаров порода, поэтому в результате периодических пожаров она широко распространилась из своих коренных местообитаний на значительную часть горных склонов и дренированные участки равнин, что следует из сопоставления рис. 4 и 6. В производных лиственничных лесах при наличии заноса семян везде отмечается возобновление и подрост темнохвойных пород, однако повторные пожары губят их и укрепляют позицию лиственницы (Сочава, 1941; Колесников, 1947; Орлов, 1955; Розенберг, 1959).

Производные лиственничные леса широко распространены и длительно существуют преимущественно в условиях средней и южной тайги, в подтайге (Сочава, 1962) они развиваются уже в основном на месте слегка заболоченных вариантов леса, далее на юг их роль среди производных лесов сходит на нет.

В противоположность этому мелколиственные, главным образом березовые, леса (рис. 2) в районах средней и южной тайги широким распространением не пользуются, они там являются кратковременной послепожарной стадией смен и в масштабе карты редко могут быть показаны контурами. В подтайге роль мелколиственных лесов заметно возрастает, и этот процесс продолжает усиливаться к югу. Одновременно нарастает и длительность существования мелколиственных и вообще производных лиственных лесов. При этом обогащается их флористический состав: в средней и южной тайге эти леса образует береза плосколистная с некоторым участием осины; в подтайге к плосколистной березе примешиваются березы желтая и маньчжурская и возрастает роль осины, встречаются единичные широколиственные породы; в производных лесах на месте кедрово-широколиственных преобладают березы желтая, маньчжурская, черная и плосколистная, осина и обычно участие широколиственных пород, местами же последние широко распространены.

Периодическое выгорание лесов приводит к значительному выравниванию различий экотопов, вследствие чего на больших площадях развиваются однотипные сообщества. Например, в производных лиственничниках на месте различных группировок темнохвойной тайги сейчас широко распространены багульниковые лиственничники с некоторым участием в их покрове брусники и небольшим видовым разнообразием в травостое.

Таким образом, геоботаническая карта, являясь итогом обобщения всех материалов по растительному покрову определенной территории, предоставляет большие возможности для дальнейшего изучения закономерностей распределения растительности. Это изучение проводится путем анализа самой геоботанической карты и сопоставления ее с другими картами природы того же района. Такое изучение названо К. А. Салищевым (1948, 1955) картографическим методом исследования.

В отличие от обычного (текстового) описания, где неизвестные или неясные закономерности и особенности растительности могут быть обойдены, карта, не терпящая белых пятен, дает обоснованный и равномерный по всей территории материал. Поэтому обзор растительности на основе геоботанической карты с учетом всей имеющейся литературы является наиболее полной сводкой. Он включает не только подытоживание уже известных закономерностей, но также их обоснование, детализацию, пространственное размещение тех или иных растительных сообществ. В ряде случаев анализ карты позволяет выявить новые черты и закономерности растительности. Особенно большое значение имеют картометрические работы, в результате которых выявляются площади различных подразделений растительного покрова и их соотношения.

С другой стороны, геоботаническая карта облегчает процесс выявления связей растительности со многими факторами, определяющими ее формирование, особенно теми, которые также поддаются картографированию.

Эти две стороны изучения закономерностей растительности на основе анализа геоботанической карты тесно связаны друг с другом. Мы попытались продемонстрировать их на примере растительности бассейна нижнего Амура. Однако изложенным не исчерпываются возможности картографического метода исследования закономерностей растительного покрова (например, мы совсем не останавливались на использовании геоботанической карты для целей районирования растительности, что должно быть предметом обсуждения в специальной статье).

Дальнейшее совершенствование и развитие этого метода поможет сделать много интересных научных и практически ценных выводов на основе уже имеющегося картографического материала.



## ЛИТЕРАТУРА

Баранов И. Я. (1956). Геокриологическая карта Союза ССР. М. 1 : 10 000 000. — Биркенгоф А. Л. (1940). О южной границе вечной мерзлоты в озерной области нижнего Амура. Тр. Комитета по вечн. мерзл., IX. — Геоботаническая карта СССР. (1954). Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. — Грибова С. А. и А. С. Карпенко. (1964). Карта растительности бассейна Амура и методы ее составления. В кн.: Вопросы геоботанического картографирования. — Колесников Б. П. (1938). Растительность восточных склонов Сихотэ-Алинского гос. заповедника, 1. — Колесников Б. П. (1947). Лиственничные леса Средне-Амурской равнины (материалы к познанию и классификации лиственничных лесов Дальнего Востока). Тр. Дальневост. базы АН СССР, сер. ботан., 1. — Колесников Б. П. (1949). Растительность южной половины советского Дальнего Востока. В кн.: Ливеровский Ю. А. и Б. П. Колесников. Природа южной половины Советского Дальнего Востока. — Колесников Б. П. (1954). Кедр корейский на Дальнем Востоке. В кн.: Комаровские чтения, 4. — Колесников Б. П. (1955). Очерк растительности Дальнего Востока. — Колесников Б. П. (1956а). Конспект лесных формаций Приморья и Приамурья. В кн.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Колесников Б. П. (1956б). Кедровые леса Дальнего Востока. Тр. Дальневост. филиала АН СССР, сер. ботан., II. (IV). — Колесников Б. П. (1961а). Растительность. В кн.: Дальний Восток. — Колесников Б. П. (1961б). Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. В кн.: Второе совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. — Колесников Б. П., Г. Э. Куренцова, И. Т. Иванова, Т. И. Покровская, Д. П. Воробьев, В. А. Розенберг. (1959). Итоги геоботанического картирования Советского Приморья. В кн.: Биологические ресурсы Дальнего Востока. — Кудрявцев В. А. (1954). Температура верхних горизонтов вечномерзлой толщи в пределах СССР. — Орлов А. Я. (1955). Хвойные леса Амгунь-Буреинского междуречья. — Попов А. И. (1962). Карта подземного оледенения (вечной мерзлоты) на территории Севера европейской части СССР и Сибири. В кн.: Вопросы географического мерзлотоведения и перигляциальной морфологии. — Розенберг В. А. (1959). Темнохвойные леса северной оконечности Сихотэ-Алиня. Сообщ. Дальневост. филиала АН СССР, 11. — Розенберг В. А. (1961). Основные закономерности изменчивости верхнего предела лесов на Дальнем Востоке. В кн.: Второе совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. — Салищев К. А. (1948). Картография, ее предмет и некоторые задачи. В кн.: Вопросы географии, сб. 9. — Салищев К. А. (1955). О картографическом методе исследования. Вестн. МГУ, 10. — Соловьев К. П. (1958). Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. — Сочава В. Б. (1934). Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала. Тр. СОПС АН СССР, сер. дальневост., 2. — Сочава В. Б. (1941). Тайга и гольцы северного Сихотэ-Алиня. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 33, кафедра физической географии. — Сочава В. Б. (1944). О генезисе и фитоценологии аянского темнохвойного леса. Бот. журн. СССР, 5. — Сочава В. Б. (1945). Элементы растительного покрова Северного Сихотэ-Алиня и их взаимоотношения. Сов. бот., XIII, 1. — Сочава В. Б. (1953). Растительность лесной зоны. В кн.: Животный мир СССР, IV. — Сочава В. Б. (1956). Темнохвойные леса. В кн.: Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» м. 1 : 4 000 000, т. I. — Сочава В. Б. (1958). Некоторые проблемы географии растительности бассейна Амура. Научные докл. высшей школы, геолого-геогр. науки, 2. — Сочава В. Б. (1962). Природное районирование Дальнего Востока. — Стариков Г. Ф. (1960). Леса и лесное хозяйство нижнего Амура. В кн.: Перспективы комплексного использования водных, лесных и кормовых ресурсов нижнего Амура. — Стариков Г. Ф. (1961). Леса северной части Хабаровского края (низовья Амура и Охотское побережье). — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Rey P. (1957). Initiation á l'utilisation scientifique et pèdagogique des cartes de la végétation. Bull. Serv. Carte phytogéogr. Ser. A., t. 2, f. 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

GEOGRAPHY OF THE VEGETATIONAL COVER OF THE LOWER AMUR BASIN (THE ANALYSIS OF THE NEW GEOBOTANICAL MAP)

By A. S. Karpenko

SUMMARY

A new geobotanical map of the Lower Amur basin has been composed. Its scale is 1 : 3 000 000. The legend comprises 39 items. On the basis of this map 3 analytic maps of vegetation on tha same scale were drawn. In the course of the preparation of the geobotanical map the following phytogeographical problems were raised and solved: (1) the relationships of dark-coniferous and larch forests were elucidated from the standpoint of their past and recent distribution; (2) for the first time the dark-coniferous and the *Pinus sibirica* — latifolious forests of the plains were distinguished and mapped; (3) the northern limits of distribution of dark-coniferous and larch forests with nemoral elements were established: (4) all the derivative parvifolious forests were classified according to the original forests that hadoccupied the same sites. The areas of the main plant communities were measured on the map and the results of these measurements were summarized in the table.

---



УДК 581.331.2 : 582.671

Н. Р. Мейер

# ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СЕМЕЙСТВА НИМФЕЙНЫХ

С 1 рисунком и 2 таблицами рисунков

(Получено 27 I 1964)

Семейство Нимфейных — одно из древних семейств покрытосемянных растений, остатки его, пыльцевые зерна *Nelumbium* и типа, близкого к роду *Nymphaea*, найдены еще в юрских отложениях Англии и относятся к самым ранним находкам покрытосемянных (Криштофович, 1957).

В настоящее время семейство *Nymphaeaceae* насчитывает 8 родов, включающих около 100 видов водных растений, распространенных по всему земному шару, исключая Арктику и пустыни.

Остатки отдельных представителей нимфейных обнаружены далеко за пределами их современного ареала. В плиоценовых и четвертичных отложениях Европы и Азии, в том числе и на территории СССР, найдены остатки *Euryale* и *Brasenia*, которые теперь совсем исчезли из флоры Европы, а в Азии сохранились только на крайнем востоке. Определения нимфейных в ископаемом состоянии по пыльцевым зернам крайне редки и относятся к родам *Nuphar* и *Nymphaea*. Между тем определение таких родов, как *Brasenia* и *Euryale*, которые известны на территории СССР по семенам, является наиболее важным, так как появление их во флоре всегда связано с теплыми периодами.

Бразению можно считать руководящим ископаемым для всех межледниковых эпох четвертичного времени; колючая водяная кувшинка *Euryale ferox* — руководящее ископаемое для Лихвинского (Миндель-Рисского) межледниковья, в период которого, очевидно, был широко распространен и водяной лотос *Nelumbium*. Современные пыльцевые зерна растений семейства *Nymphaeaceae* описаны Вудхаузом (Wodehouse, 1935), Эрдтманом (Erdtman, 1943, 1952), Снигиревской (1955) и Икузе (Ikuse, 1956). Микроструктура экзины подробно изучена с помощью электронного микроскопа японскими исследователями Вено и Китагуши (Veno a. Kitaguchi, 1961).

Мы не ставили перед собой специальной задачи разобраться в филогении семейства нимфейных, и лишь попутно касаемся этого вопроса. Нашей основной целью было выявить те признаки, по которым отдельные представители нимфейных могут быть определены в ископаемом состоянии (см. сводную таблицу признаков). Мы старались изучить как можно больше пыльцевых зерен одного вида, по возможности с растений, произрастающих в разных климатических зонах, с тем, чтобы выяснить, какое влияние оказывает изменение условий существования на формирование пыльцы и какие признаки могут быть положены в основу определения ископаемых пыльцевых зерен. Ключ для определения представителей нимфейных построен нами на основании тех признаков, которые мы считаем наиболее постоянными.

Ископаемые зерна *Nymphaea* и *Nuphar* изучены из верхнечетвертичных отложений Валдайской возвышенности, пыльцевые зерна *Nelumbium*

## Сравнительная таблица морфологических признаков пыльцевых зерен у нимфейных

| Растения | Форма пыльцевых зерен | Диаметр (в μ) | Толщина экзины (в μ) | Рисунок поверхности | Высота скульптурных элементов (в μ) | Диаметр скульптурных элементов у основания | Количество скульптурных элементов на 10 $\mu^2$ | Поверхность борозды или «крышечки» | Наиболее характерные признаки пыльцевых зерен | | Отклонения пыльцевых зерен от нормы | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | | | современных | ископаемых | современных | ископаемых |
| *Nelumbium luteum* L., *N. nuciferum* Gärtn. | Сфероидальная, меридионально-трехбороздная (табл. I, *1а*, *1в*). | 50—65—79 | 2—3.3—3.7 | Отчетливо бугорчатый. | 0.7—0.8 | 0.5—0.7 | 20 | Гладкая, реже бугорчатая или фрагментарно-бугорчатая. | Эндэкзина в области борозд утолщается до 26 μ. Мезокольпиум составляет $\frac{1}{2}$ полярного диаметра пыльцевого зерна. | $\frac{3}{5}$ — $\frac{4}{5}$ | | Зерна сплющены. |
| *Cabomba aquatica*, *C. caroliniana*. | Овально-эллипсоидальная, дистально-однобороздная. | 61.9—100 | 28 | Струйчато-гранулярный. | — | Менее 0.25 | 30—38 | Бугорчатая. | | В ископаемом состоянии не встречены. | — | — |
| *Brasenia schreberi* J. F. | То же (табл. I, *2а*). | 32.1—70 | 1—2 | Мелкосетчатый (табл. II, *2б*). | — | — | — | Гладкая. | Мелкосетчатый рисунок поверхности. | Толщина экзины 2.2—2.5. μ. | Борозда заходит на проксимальную сторону. | Зерна смятые. |
| *Euryale ferox* Salisb. | Эллипсоидально-округлая опоясанно-бороздная или 1, 2, 3-бороздная, борозды вытянуты по экватору зерна (табл. II, *9а—9в*). | 26—38.8—53 | 1.5 реже 2.6 | Равномерно шиповатый. | 0.8—2 | 1—1.2 | 12—15 | Гладкая. | Борозда делит зерно на две равноценные части, размеры шипов в пределах одного зерна одинаковые. Шипы остроконические. | Шипы тупоконические. | Зерна экваториально-многопоровые. | Зерна разорваны по борозде. |
| *Nymphaea alba* L. | Округлая, зонально-однобороздная (табл. II, *2а*, *2в*). | 29—35—51 | 1.9—2.1 | Мелкозернистый, шиповато-бугорчатый. | Разная до 8 μ | 1—3 | 4—12 | Гладкая, гладкая по краю, бугорчатая. | Скульптурные элементы разные, расположены они редко. | Высота скульптурных элементов не превышает 3.5μ. | Скульптура на крышечке такая же, как на всей поверхности зерна. | — |
| *Nymphaea candida* Presl. | Округлая, реже эллипсоидальная, зонально-однобороздная (табл. II, *3а*, *3в*). | 22—27—38—52 | 1—2—2.2 | Бугорчатый. | 1.0—3.0 | 1.5—3.0 | 17—28 | Гладкая, гладкая по краю, бугорчатая, реже мелко- или крупнобугорчатая. | Скульптурные элементы в пределах одного зерна равномерно расположены и одинаковы по размерам. | Крышечка бугорчатая такая же, как и вся поверхность зерна. | — | — |
| *Nymphaea tetragona* Georgi. | Эллипсоидная, реже округлая, зонально-однобороздная (табл. I, *5а*, *5б*). | 25—44.8 | 1.8—2.5 | Крупнобугорчатый. | Менее 0.5 | 0.25—6.0 | 3—12 | Гладкая или бугорчатая. | Отдельные бугорки, сливаясь, образуют разнобугорчатую поверхность. Бугорки на «крышке» меньшего диаметра, чем на остальной поверхности зерна. Борозда менее 2 μ. | Поверхность обеих частей одинаковая. | Бугорки не сливаются. | Полярная проекция пыльцевых зерен угловатая. |
| *Nymphaea rosea* Swett. | Округлая зонально-однобороздная (табл. II, *1а*, *1в*, *1с*). | 10—39.8 | 1.3—2.2 | Крупнобугорчатый, крупнобугорчатый и мелкошиповато-бугорчатый. | 1—3.5 | 0.25—7 | — | Гладкая, гладкая по краю бугорчатая, бугорчатая. | Скульптурные элементы разные в пределах одного зерна и разных зерен. | В ископаемом состоянии пыльцевые зерна не встречены. | — | — |

| Растения | Форма пыльцевых зерен | Диаметр (в μ) | Толщина экзины (в μ) | Рисунок поверхности | Высота скульптурных элементов (в μ) | Диаметр скульптурных элементов у основания | Количество скульптурных элементов на 10 μ² | Поверхность борозды или «крышечки» | Наиболее характерные признаки пыльцевых зерен | | Отклонения пыльцевых зерен от нормы | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | | | современных | ископаемых | современных | ископаемых |
| *Nymphaea capensis* Thunb. | Округлая зонально-однобороздная (табл. II, *1a*). | 25—29.6 | 1.8—2.0 | Сетчатый. | — | — | — | Сетчатая. | Борозда делит зерно на две равные части. | В ископаемом состоянии пыльцевые зерна не встречены. | Полярная проекция пыльцевых зерен трехугольная. | — |
| *Nymphaea coerulea* Savign. | То же (табл. II, *6*). | 24—29 | 1.8 | Сетчатый. | — | — | — | Гладкая. | Борозда делит зерно на две почти равные части. | То же. | Поверхность обеих частей зерна гладкая. | — |
| *Nymphaea otellata* Willd. | То же | 15—22 | 2 | Гладкий при рабочем увеличении, с иммерсией — бугорчатый. | — | — | — | » | Концы борозды не сливаются. | » | — | — |
| *Nymphaea dentata* Schum. | » (табл. II, *7a*, *7e*). | 2.88—36.5 | 1—2.6 | Гладкий, гладкий к борозде бугорчатый, сетчатый. | — | — | — | Гладкая, гладкая к борозде бугорчатая. | То же. | » | — | — |
| *Victoria cruziana* Orbing. | Тетрады (табл. I, *4*). | 86—90—100, тетрада; 59—62, отдельное зерно. | 2.1—2.2 | Гладкий. | — | — | — | Гладкая. | Тетрады. Борозда делит зерно на две неравные части. | » | — | — |
| *Nuphar luteum* Sm., *N. pumilum* DC., *N. luteum*×*N. pumilum*. | Овально-эллипсоидальные, дистально-однобороздные (табл. II, *3a*, *3б*). | 40—71 | — | Мелкозернистый — крупношиповатый. | 5—8 | 1.5—2.8 | 1—3 | Мелкозернистая, крупношиповатая. | Шипы крупные, конические, их количество на единицу площади и размеры варьируют в пределах отдельных зерен. | | — | — |

и *Brasenia* обнаружены нами также на территории Валдайской возвышенности, в отложениях, относящихся к эпохе лихвинского (Миндель-Рисского) межледниковья. Спорово-пыльцевая диаграмма этого разреза опубликована в трудах Института географии АН СССР (1961 г.).

Пыльцевые зерна *Euryale* были найдены в классическом разрезе лихвинских отложений у г. Лихвина.

### *КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМЕЙСТВА NYMPHAEACEAE ПО ПЫЛЬЦЕВЫМ ЗЕРНАМ*

1. Зрелые пыльцевые зерна в тетрадах. Диаметр тетрады 86—90 μ; пыльцевые зерна зонально-однобороздные, поверхность экзины без видимого рисунка . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *Victoria*.
\+ Тетрады при созревании пыльцевых зерен распадаются . . . . . . . . . . 2.
2. Пыльцевые зерна трехбороздные, экзина толстая, эндэкзина в области борозды сильно утолщается . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *Nelumbium* Juss.
\+ Пыльцевые зерна однобороздные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3.
3. Пыльцевые зерна дистально-однобороздные . . . . . . . . . . . . . . . 4.
\+ Пыльцевые зерна зонально-однобороздные . . . . . . . . . . . . . . . 7.
4. Экзина шиповатая. Высота шипов превышает 5 μ . . . . . . . *Nuphar* Smith.
\+ Экзина без шипов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5.
5. Рисунок поверхности гранулярно-струйчатый . . . . . . . . . *Cabomba* Aubl.
\+ Рисунок поверхности сетчатый или гладкий . . . . . . . . . . . . . . . 6.
6. Форма пыльцевого зерна бобовидная, поверхность гладкая . . . . *Barclaya*.
\+ Форма пыльцевого зерна яйцевидная, рисунок поверхности сетчатый, при рабочем увеличении зернистый . . . . . . . . . . . . . . . . *Brasenia* Schreb.



7. Борозда проходит точно по экватору пыльцевого зерна . . . . . . . . . . . 8.
\+ Борозда проходит над экватором . . . . . . . . . . . . . . . . . *Nymphaea* L.
8. Экзина шиповатая, шипы все одинаковые, конические, равномерно расположены по поверхности зерна, высота их не превышает 2 μ . . . . . *Euryale* Salisb.
\+ Экзина иного строения. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *Nymphaea* L.

### *КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ NYMPHAEA*

1. Поверхность пыльцевого зерна при рабочем увеличении гладкая . . . . . 2.
\+ Рисунок поверхности экзины при рабочем увеличении отчетливо выражен . . 3.
2. С иммерсионным увеличением видно, что бугорки располагаются группами, не образуя сеточки . . . . . . . . . . . . . . . . *Nymphaea otellata* Willd.
\+ Бугорки образуют сеточку . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *N. capensis* Thunb. и небольшая часть зерен у *N. dentata* Schum.
3. Экзина покрыта шипами или шипами и бугорками одновременно . . . . . 4.
\+ Поверхность экзины иная . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5.
4. Диаметр скульптурных элементов у основания не превышает 3 μ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *Nymphaea alba* L.
\+ Диаметр скульптурных элементов у основания разный и хотя бы у нескольких бугорков диаметр больше 3 μ . . . . . . . . . . . . . . . *N. rosea* Sweet.
5. Борозда делит зерно на две неравные части . . . . . . . . . . . . . . 6.
\+ Борозда делит зерно на две равные или почти равные по размерам части . . . 8.
6. Поверхность пыльцевого зерна разнобугорчатая . . . . . . . . . . . . . 7.
\+ Поверхность пыльцевого зерна однороднобугорчатая, высота и диаметр бугорков не превышают 3 μ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *N. candida* Presl.
7. Высота бугорков 1—2.8 μ, диаметр у основания 0.25—7 μ . . . . *N. rosea* Sweet.
\+ Высота бугорков менее 1 μ, диаметр не превышает 6 μ . . . . *N. tetragona* Georgi.
8. Одна часть зерна при рабочем увеличении гладкая, на другой ясно выражен рисунок . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 9.

\+ Рисунок выражен только по краю зерна . . . . . . . . . . . *N. dentata* Schum.
9\. Рисунок отчетливо сетчатый . . . . . . . . . . . . . . . . . *N. coerula* Savign.
\+ Рисунок неопределенно сетчатый . . . . . . . . . . . . . *N. dentata* Schum.

Для *Nelumbium* наиболее характерными признаками являются: трехбороздный тип пыльцы, наличие толстой экзины, состоящей из неровных, булавовидных столбиков, и сильное утолщение эндэкзины в области борозды.

Пыльцевые зерна *Brasenia* в ископаемом состоянии встречаются сильно смятыми. Их можно определить по характерному мелкосетчатому рисунку поверхности, отчетливо видному только с иммерсионным увеличением.

У *Euryale* зональная борозда проходит точно по экватору, по всей поверхности пыльцевого зерна равномерно расположены маленькие, остроконические шипики.

Род *Nymphaea* — наиболее обширный по числу видов. Пыльцевые зерна зонально-бороздные, в отличие от *Euryale*, борозда чаще делит зерно на две неравные по размерам, а в большинстве случаев и разные по строению экзины части. Зерна такого типа имеются только у рода *Nymphaea*, и по этому признаку кувшинки определяются в ископаемом состоянии. Всего изучено 8 видов *Nymphaea*. Все они имеют характерные видовые признаки и могут быть определены в ископаемом состоянии до вида.

Род *Nuphar* определяется в ископаемом состоянии по крупным коническим шипам и однобороздному типу пыльцевого зерна. Изученные пыльцевые зерна, относящиеся к разным видам, имеют одинаковое строение.

Наиболее распространен среди нимфейных однобороздный тип пыльцевых зерен. Как известно, однобороздные пыльцевые зерна характерны для класса однодольных и вместе с другими признаками, как например разбросанные сосудистые пучки, отсутствие камбия, показывают на связь *Nymphaeaceae* с классом однодольных.

Роды с дистально-однобороздными и зонально-бороздными пыльцевыми зернами находятся друг с другом в большем или меньшем родстве. «Общая эволюция пыльцевых зерен идет по типу перемещения апертур из проксимальной части зерна на дистальную и оттуда на экватор» (Erdtman, 1943).

Развитие пыльцевых зерен нимфейных можно представить себе в виде эволюционной схемы (см. «Схему эволюции пыльцевых зерен нимфейных»).

---

Пыльцевые зерна нимфейных. Микростроение экзины дано по Вено и Китагуши (Veno a. Kitaguchi, 1961).

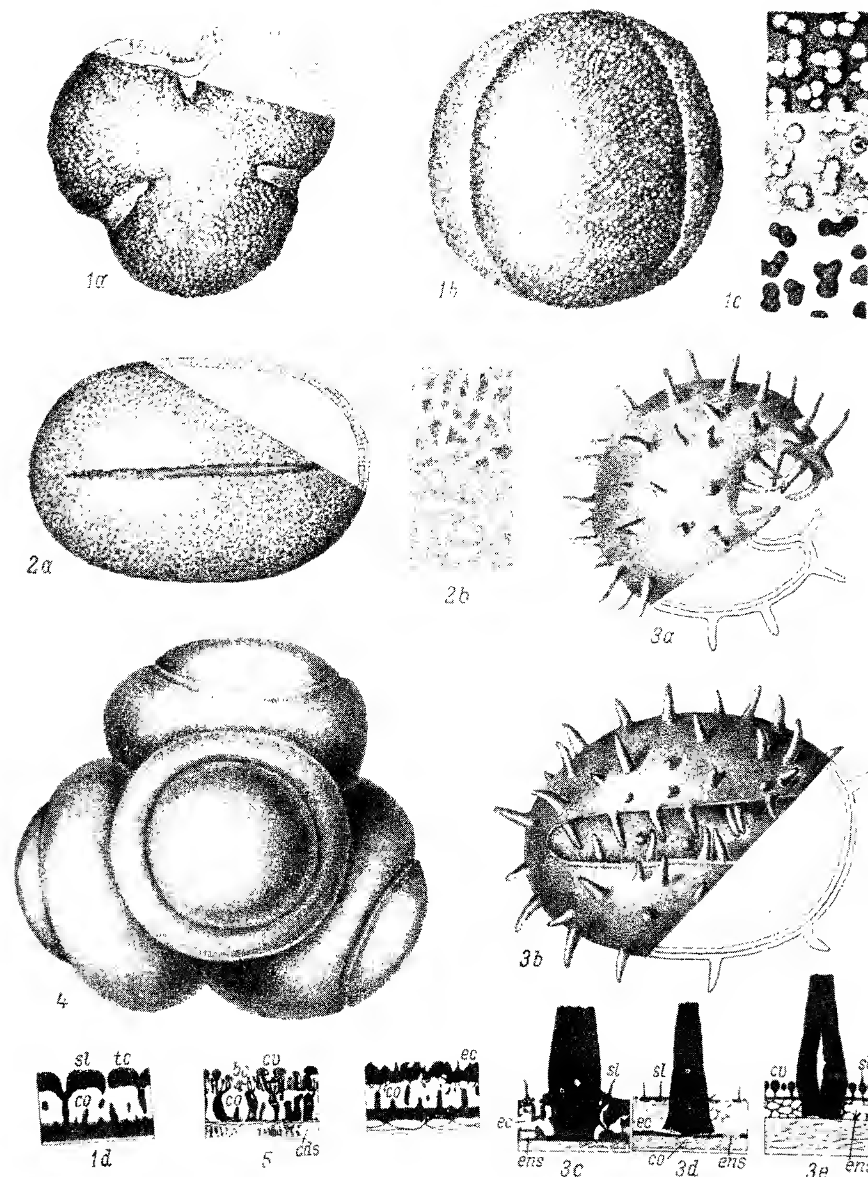
*vr* — несливающиеся бородавки (verrucate intectate);
*ens* — эндосэкзина (endosexine);
*ec* — свободные шипы (echinate intectate);
*sl* — шипики (spinulos);
*co* — столбики (columellae);
*tc* — перфорированный покров (tectum perforate);
*cv* — свободные булавовидные столбики (clavate intectate);
*bc* — свободные столбики (baculate intectate);
*ec* — свободные шипики (echinate intectate);
*cds* — искусная прерывающаяся структура (curious and discontinuous structure)

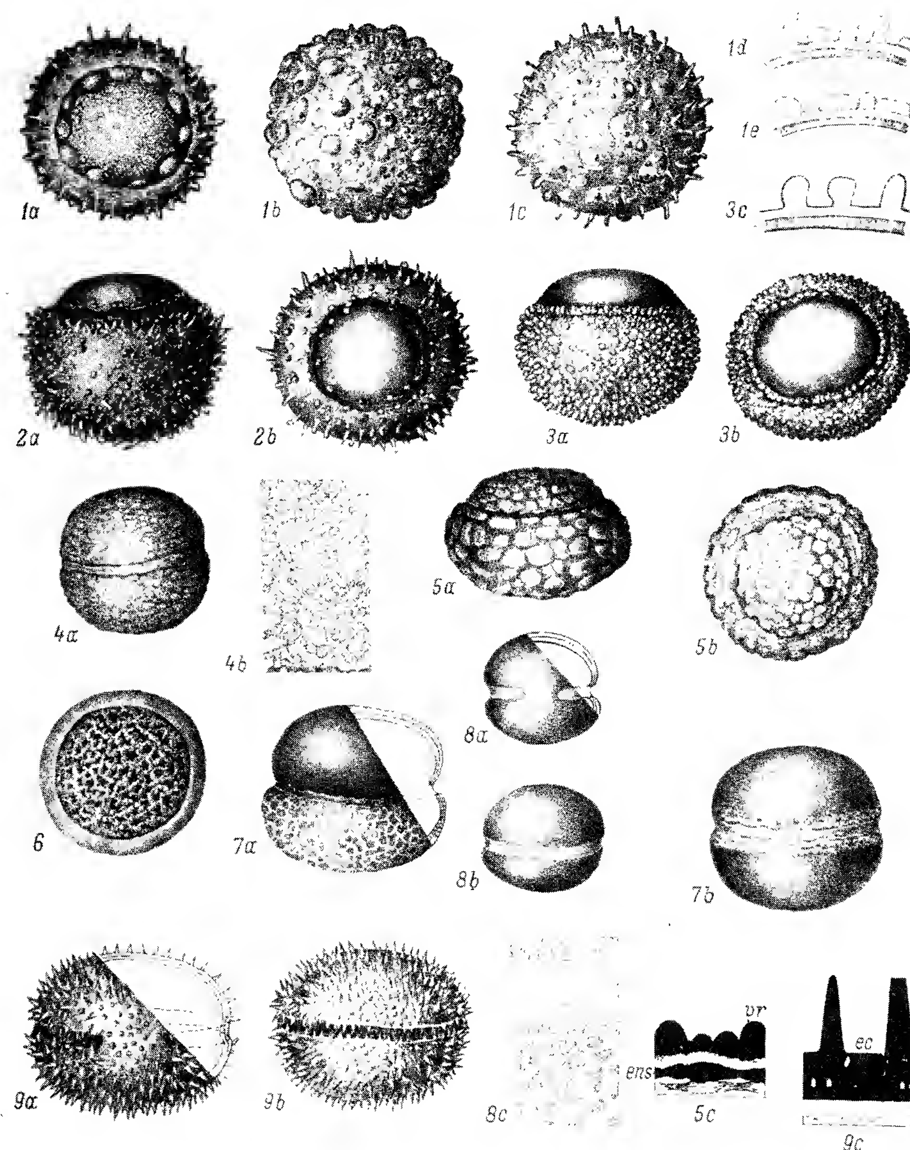
Таблица I

Пыльцевые зерна нимфейных. ***1. Nelumbium nucifera*** Gärtn.: *1a* — вид с полюса; *1b* — вид с экватора; *1c* — поверхность экзины при разных положениях микровинта; *1d* — микростроение экзины (по Вено и Китагуши). ***2. Brasenia schreberi*** **J. F.:** *2a* — вид с дистального полюса; *2b* — поверхность экзины при разных положениях микровинта; *2c* — микростроение экзины. ***3. Nuphar*** **Smith:** *3a* — внешний вид пыльцевого зерна с экватора; *3b* — внешний вид пыльцевого зерна с дистального полюса; *3c* — микростроение экзины *N. japonica* DC.; *3d* — *N. subintegerimum* Miki; *3e* — N. *pumilum* DC. var. *ozeense* Hara. ***4. Victoria cruziana*** **Orbing.:** Внешний вид. ***5. Cabomba*** **Aubl.:** Микростроение экзины.










Наиболее примитивными являются пыльцевые зерна *Cabomba* и *Brasenia*. По внешнему облику зерна этих родов имеют много общего. Роды близки и по строению вегетативных и генеративных органов, однако оболочка пыльцевых зерен *Cabomba* (микростроение экзины, таблицы I, *5*, толстая интина) сильно отличается от всех родов нимфейных и в том числе от оболочки *Brasenia* (таблица I, *2c*). Очевидно, *Cabomba* и *Brasenia* представляют отдаленно родственные группы растений.

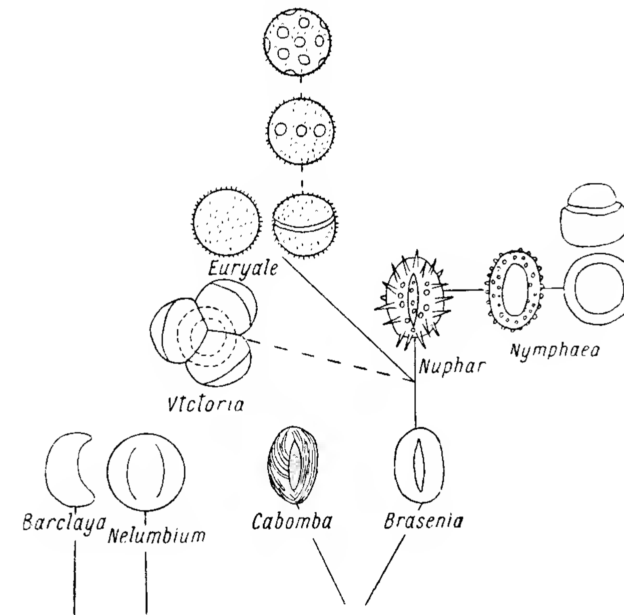



Схема эволюции пыльцевых зерен в сем. нимфейных.

Пыльцевые зерна *Brasenia* близки по типу, а также микростроению экзины к *Nuphar* и *Euryale* (табл. I, *3c*, *4*, *3e* и табл. II, *9c*).

Род *Nymphaea* близко родствен к роду *Nuphar* по форме пыльцевых зерен (если принять тонкую мембрану и ограниченную ею меньшую часть зерна за борозду), по характеру скульптурных элементов (конические шипики *N. alba*, *N. rosea*), а также строению генеративных и вегетативных органов. Дальнейшая эволюция этой группы должна была привести к образованию многоапертурных пыльцевых зерен. У *Euryale* наряду с зонально однобороздными встречаются 2-, 3- бороздные и в отдельных случаях зонально-многопоровые пыльцевые зерна. Пыльцевые зерна

---

Таблица II

***1. Nymphaea rosea*** **Sweet.:** *1a* — внешний вид пыльцевого зерна с дистального полюса; *1b* и *1c* — внешний вид пыльцевого зерна с проксимального полюса; *1d* и *1e* — форма скульптурных элементов. ***2. Nymphaea alba*** **L.:** *2a* — внешний вид пыльцевого зерна с экватора; *2b* — внешний вид пыльцевого зерна с дистального полюса. ***3. Nymphaea candida*** **Presl.:** *3a* — внешний вид пыльцевого зерна с экватора; *3b* — внешний вид пыльцевого зерна с экватора; *3c* — форма скульптурных элементов; *3d*—внешний вид пыльцевого зерна с дистального полюса. ***4. Nymphaea capensis*** **Thunb.:** *4a* — внешний вид пыльцевого зерна с экватора; *4b* — рисунок экзины при разных положениях микровинта. ***5. Nymphaea tetragona*** **Georgi:** *5a* — внешний вид пыльцевого зерна с экватора; *5b* — внешний вид пыльцевого зерна с дистального полюса; *5c* — микростроение экзины. ***6. Nymphaea coerulea*** **Savign.:** Внешний вид пыльцевого зерна с дистального полюса. ***7. Nymphaea dentata*** **Schum.:** *7a*, *7b*—разные типы пыльцевых зерен, вид с экватора. ***8. Nymphaea otellata*** **Willd.:** *8a*. *8b* — вид с экватора: *8c* — рисунок экзины при разных положениях микровинта. ***9. Euryale ferox*** **Salisb.:** *9a*, *9b* — вид с экватора; *9c* — микростроение экзины.

именно такого типа могли дать разбросанно многопоровые зерна типа *Sagittaria*.

Среди пыльцевых зерен *Brasenia* встречаются и такие, у которых борозда заходит и на проксимальную сторону. Это наводит на мысль, что в пределах *Nymphaeaceae* зонально-бороздные пыльцевые зерна могли образоваться не только путем расширения дистальной борозды, что безусловно имело место при образовании пыльцевых зерен типа — *Nymphaea*,[1] но и путем удлинения дистальной борозды и захода ее на проксимальную сторону до слияния противоположных концов борозды. Таким путем могли образоваться пыльцевые зерна типа *Euryale*, у которых борозда делит зерно на две части, равные по размерам и одинаковые по толщине и структуре экзины.

Пыльцевые зерна *Nelumbium* не имеют заметной филогенетической связи с пыльцой других представителей нимфейных. Трехбороздный тип пыльцы обычен для двудольных. Однако утолщение эндэкзины в области борозд, столь характерное для пыльцы лотоса, не встречено у других растений. Пыльца *Nelumbium* в общей схеме эволюции пыльцевых зерен должна занимать изолированное положение. Морфология, анатомия, эмбриология рода *Nelumbium* подтверждают его изолированность, есть указания, что две семядоли закладываются как одна семядоля; крупные щитовидные листья сразу принимают форму взрослого листа, в то время как другие роды прежде чем дать щитовидные листья образуют ряд переходных форм (Li Hui-lin, 1955).

Столь же изолированное положение занимает род *Barclaya*, бобовидные пыльцевые зерна которого скорее похожи на споры папоротников, чем на пыльцевые зерна покрытосемянных растений.[2]

Можно сделать некоторые выводы, касающиеся филогении семейства *Nymphaeaceae*. Нимфейные имеют разные типы пыльцевых зерен, которые не могли образоваться в пределах одного семейства. Роды или группы родов, очевидно, не только полифилитичны, но произошли от разных стволов, находящихся в слабом родстве друг с другом или вне всякого родства.

Прежде всего следует выделить из семейства нимфейных роды *Barclaya* и *Nelumbium*.

Остальные роды находятся в родстве друг с другом — в более близком роды *Nuphar* и *Nymphaea*, в отдаленном — *Cabomba* и *Brasenia*, а также *Brasenia*, *Euryale* и *Nuphar*.

## ЛИТЕРАТУРА

Труды Института географии АН СССР. (1961). Рельеф и стратиграфия четвертичных отложений северо-запада Русской равнины. — Криштофович А. Н. (1957). Палеоботаника. — Куприянова Л. А. (1948). Морфология пыльцы однодольных растений. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 7. — Спигиревская Н. С. (1955). К морфологии пыльцы *Nymphaeales*. Бот. журн., 1. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Флора СССР, VII. (1937). — Caspary R. (1891). *Nymphaeaceae*. In A. Engler and K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. — Erdtman G. (1963). Palynology. Advances in Botanical research, 1. — Erdtman G. (1943). An introduction to pollen analysis. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Hui-Lin li. (1955). Classification and Phylogeny of *Nymphaeaceae* and allied Families. American Midland Naturalist, 54, 1. — Ikuse S. (1956). Pollen grains of Japan. — Veno J. a. S. Kitaguchi. (1961). On the fine structure of the pollen walls of Angiospermae. 1. *Nymphaeaceae*. Journ. of Biology. Osaka city University. — Wodehouse R. P. (1935). Pollen grains.

Москва.

---

[1] У *Nymphaea* меньшая часть — «operculum» или «крышечка» — красится интенсивнее остальной поверхности пыльцевого зерна и часто отличается от последней толщиной и структурой экзины; в сухом состоянии она бывает втянута во внутрь зерна, как обычная борозда.

[2] Пыльцевые зерна *Barclaya* описаны в работе Эрдтмана (Erdtman, 1943).



## PALYNOLOGICAL STUDIES IN *NYMPHAEACEAE*

By N. R. Meyer

### SUMMARY

The pollen grains of the recent *Nymphaeaceae* are described and compared with the fossil pollen grains of *Nelumbium*, *Brasenia*, *Euryale*, *Nymphaea* and *Nuphar* from the Quaternary deposits.

The morphology of the pollen grains of *Nymphaeaceae* supports the view that this family is not a phylogenetic integer; it is but an ecologically homogeneous group of plants.

The pollen grains of the genera *Cabomba*, *Brasenia* and *Nuphar* are unicolpate, primitive; furthermore, *Cabomba*, differs in the micro-structure of the sporoderm from the other genera of *Nymphaeaceae*. From this micro-structural type the zonally-colpate pollen grains of *Euryale* and *Nymphaea* were derived. The tri-colpate pollen grains of *Nelumbium* and the fabaceous grains of *Barclaya* are of archaic type never encountered in the recent angiosperms. The isolated position of these genera is thus confirmed and thereby their classification as separate families is justified.

УДК 561.47 : (116.2) (575)

Н. П. Гомолицкий

# НОВЫЕ ЮРСКИЕ ХВОЙНЫЕ ИЗ ЮГО-ЗАПАДНЫХ ОТРОГОВ ГИССАРСКОГО ХРЕБТА

С 4 таблицами рисунков

(Получено 2 II 1964)

Хвойные в ископаемом состоянии чаще всего встречаются в виде изолированных листьев, облиственных веток и стробилов. Хвойные из мезозойских отложений еще совсем недавно рассматривались в основном в искусственных группировках; их положение в естественной системе классификации было весьма проблематичным. Систематика современных хвойных основывается главным образом на строении их стробилов. Для ископаемых остатков находки органически связанных веток со стробилами и с листьями являются редким исключением. Изолированные остатки листьев и стробилов, встречающиеся совместно в одном местонахождении, иногда условно связывают вместе и даже реконструируют в одно растение на основании чисто логических построений.

Изолированные листья и вегетативные побеги многих мезозойских хвойных не имеют характерных морфологических признаков, они распределяются среди нескольких формальных родов и являются одной, наиболее однообразной, группой, известной из многих местонахождений этого возраста. Большинство мезозойских родов хвойных, основанных только на морфологических признаках, являются широко распространенными, но однообразными и небогатыми в видовом отношении.

В последних наиболее крупных работах по мезозойским флорам нашей страны, охватывающих все группы ископаемых растений (Брик, 1952; Станиславский, 1957; Вахрамеев, 1958; Принада, 1962; Буракова, 1963; Василевская и Павлов, 1963; Генкина, 1963), приводится от 4 до 12 родов хвойных с широким географическим и возрастным распространением. Наиболее интересной в отношении разнообразия родов хвойных оказалась работа В. А. Самылиной (1963), в которой, кроме обычных тривиальных и широко распространенных родов из нижнемеловых отложений Алдана, приводятся и такие, как *Cephalotaxus* и *Sciadopitys*, принадлежащие к современным семействам. Самылиной удалось провести определение этих растений на основании изучения эпидермы листьев.

Изучение эпидермы листьев мезозойских хвойных было заложено еще работами Гарриса (Harris, 1935) и Флорина (Florin, 1958). Этими исследователями описан целый ряд новых родов юрских хвойных, связь которых с некоторыми современными семействами устанавливается вполне определенно. Например, род *Tomharrisia*, установленный Флорином (Florin, 1958), сближается им с семейством *Taxaceae*, а род *Haiburnia*, впервые описанный Гаррисом (Harris, 1952), связывается с семейством *Taxodiaceae*.

Строение эпидермы листьев хвойных у некоторых семейств и даже родов имеет настолько характерные и постоянные признаки, что позволило Флорину (Florin, 1958) распознать среди юрских листьев хвойных современный род *Torreya* семейства *Taxaceae*, распространенный в настоящее время в КНР, Японии, Калифорнии и Флориде.



Изучение эпидермы листьев хвойных оказалось возможным далеко не для всех экземпляров гиссарской коллекции, а было проведено только для 9 представителей родов *Brachyphyllum*, *Podocarpophyllum*, *Torreya*, *Tomharrisia*, *Storgaardia*, *Bilsdalea* и *Haiburnia*. У двух представителей *Ferganiella* и *Elatides* препараты эпидермы получились неудовлетворительными, поэтому трудно составить ясное представление об их строении. Для представителей семейства *Taxodiaceae* (*Haiburnia*, *Elatides*) изготовление препаратов эпидермы связано с большими трудностями даже при наличии хороших фитолейм, что было подмечено и Т. М. Гаррисом (Harris, устное сообщение).

В связи с этим изучение хвойных типа *Elatides* и *Pagiophyllum* сопряжено с определенными трудностями, так как морфологические признаки некоторых их представителей оказываются нечеткими.

Различия между *Elatides* и *Pagiophyllum* основываются на том, что к 1-му роду относят побеги, несущие женские шишки, а ко 2-му — только вегетативные побеги. Род *Elatides* установлен Геером (Heer, 1876) из среднеюрских отложений Восточной Сибири по овальным шишкам, напоминавших ему шишки ели. Здесь же Геером были обнаружены ветви, похожие на *Sequoia*, которые, как он предполагал, можно было бы связывать с этими овальными шишками. Гиссарский материал подтверждает правильность предположений Геера. Из верхнеюрских отложений Шпицбергена Натгорст (Nathorst, 1897) впервые обнаружил шишки, органически связанные с облиственными побегами, которые он описал как *Elatides curvifolia* Nathorst. Род *Pagiophyllum* описан Геером несколько позже (Heer, 1881).

В настоящее время из представителей рода *Elatides* лучше всего изучен Гаррисом (Harris, 1953) *Elatides bommeri* Harris из вельдской формации Бельгии. Гаррис изучил у *E. bommeri* как морфологическое строение листьев, стеблей, женских шишек, так и их анатомическую структуру. После сравнения *E. bommeri* с различными представителями ископаемых и современных хвойных Гаррис пришел к выводу, что род *Elatides* можно рассматривать как типичного представителя семейства *Taxodiaceae*, более родственного с *Cunninghamia*, чем с каким-либо другим современным родом.

У некоторых хвойных из нашей коллекции было невозможно изучить эпидерму листьев, поэтому пришлось оставить такие условные и сборные родовые названия, как *Elatocladus*, *Taxocladus* и *Pityophyllum*. Объем этих формальных родов по мере накопления материала по эпидерме листьев должен сокращаться, но в настоящее время обойтись без таких родовых названий пока невозможно. Таким примером может служить в нашем материале сокращение объема рода *Pityophyllum*. Здесь на основании изучения эпидермы листьев возможно распознание таких родов, как *Podocarpophyllum* и *Torreya* с двумя представителями, а также *Storgaardia*.

При определении хвойных автор получил много ценных советов от А. И. Турутановой-Кетовой, И. Н. Свешниковой, П. И. Дорофеева и Т. М. Гарриса (T. M. Harris), за что приносит всем свою глубокую благодарность.

Все фотографии, помещенные на таблицах, выполнены в Ленинградском отделении Лаборатории фотографии и кинематографии АН СССР (ЛАФОКИ) фотографами Б. Т. Шапковым (препараты эпидермы) и Г. А. Анановичем (ископаемые растения).

Ниже приводится описание новых видов хвойных из юрских отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта.

# Порядок *CONIFERALES*

Род, сближаемый с семейством *PODOCARPACEAE*

## Род *PODOCARPOPHYLLUM* Gomolitzky, 1962

*Podocarpophyllum dorofeevii* Gomolitzky, sp. n.

Табл. I, фиг. *1—3.*

Голотип. БИН, № Кд-1005/14 (62). Юго-западные отроги Гиссарского хребта, левый берег р. Тырна-Дарьи в ее верхнем течении, средняя юра, гурудская свита.

Диагноз. Листья гипостомные. Клетки верхней и нижней эпидермы вытянутые. Устьица расположены двумя полосами, по 7—8 рядов в каждой. Замыкающие клетки устьиц окружены 5—7 побочными клетками.

Материал. В коллекции имеется два фрагмента листьев с фитолеймами, из которых были приготовлены и изучены препараты эпидермы.

Описание. Листья изолированные, узколинейные, прямые, с одной достаточно широкой срединной жилкой, окаймленной двумя бороздками. Края листовой пластинки цельные. Верхушки и основания листьев не сохранились, но, вероятно, они были суженными, как у большинства подобных листьев. Ширина листа 4 мм, длина более 5 см. Между краем листа и резко выраженной срединной жилкой наблюдается слабая поперечная морщинистость — следы усыхания листовой пластинки.

Листья гипостомные. Общий препарат нижней и верхней эпидермы, к сожалению, получить не удалось, а ее строение можно рассмотреть лишь по отдельным фрагментам. Клетки верхней эпидермы продольно вытянутые, со слабо волнистыми стенками. Границы между смежными клетками ясно различимы лишь на небольших участках. Над жилкой клетки верхней эпидермы более узкие и длинные с прямыми стенками. Клетки нижней эпидермы, расположенные под средней жилкой, также более узкие и длинные, с прямыми стенками и закругленными углами. Между краем листа и устьичной полосой клетки нижней эпидермы вытянутые, со слабо волнистыми стенками. Устьица гаплохейльные, расположены более или менее рядами, собранными в полосы. Устьичных полос на нижней эпидерме две, они помещаются между средней жилкой и краем листа. В каждой устьичной полосе насчитывается до 7—8 рядов устьиц. Замыкающие клетки у большинства устьиц разрушены, а у сохранившихся окружены 5—7 побочными клетками. Устьичные щели более или менее правильно ориентированы по длине листа.

Сравнение. По морфологическому строению изучаемые листья трудно отличить от *Pityophyllum longifolium* Nathorst. Подобные листья были впервые описаны из среднеюрских отложений Ангрена, для которых изучена и их эпидерма, позволившая выделить это растение в новый род *Podocarpophyllum* с единственным видом *P. singulare* Gomolitzky (Гомолицкий, 1962).

Однако морфологическое сравнение гиссарского растения с ангренским показало, что они близки друг к другу, но не идентичны. Основное различие заключается в том, что *Podocarpophyllum dorofeevii* имеет несколько иное строение и расположение устьиц. У описываемого вида устьица разобщены между собою, и побочные клетки соседних устьиц одного ряда не связаны друг с другом наподобие звеньев цепочки, как это имеет место у *P. singulare.* Кроме того, устьица гиссарского хвойного окружены большим количеством побочных клеток. Клетки, расположенные между краем листа и средней жилкой на верхней эпидерме и между краем листа и устьичной полосой на нижней эпидерме у сравниваемых видов, различные. Общими для обоих видов являются только клетки, расположенные над жилками, которые обычно узкие, вытянутые, с закругленными углами.

Наличие своеобразных признаков на эпидерме листа у гиссарского растения позволило описать его как новый вид, названный в честь известного исследователя третичных флор СССР П. И. Дорофеева.

Геологическое и географическое распространение. Средняя юра, юго-западные отроги Гиссарского хребта, левый берег р. Тырна-Дарьи в ее верхнем течении (сборы Н. П. Гомолицкого, точка Тырна 2).

# Семейство *TAXACEAE*

## Род *TORREYA* Arnott, 1838

*Torreya longifolia* Gomolitzky, sp. n.

Табл. II, фиг. *1—7*

Голотип. БИН, № Кд-64/14 (62). Юго-западные отроги Гиссарского хребта, сай Бахча, левый приток р. Кызыл-Дарьи, юра, гурудская свита.

Диагноз. Листья гипостомные. Клетки верхней и нижней эпидермы узкие и длинные. Устьица расположены двумя полосами из 3—4 рядов в каждой полосе. Замыкающие клетки устьиц окружены 5—7 побочными клетками, резко не разделяющимися на полярные и боковые.



Материал. В коллекции имеется несколько образцов из двух местонахождений с остатками листьев этого хвойного. Листья сохранились в виде фитолейм, из которых были приготовлены препараты эпидермы.

Описание. Листья изолированные, линейные, прямые, с одной срединной жилкой. Верхушки и основания листьев не сохранились, но, вероятно, как обычно, они были суженными. Края у листьев прямые. Ширина листа 4 мм, а длина превышает 5 см.

Листья гипостомные. Клетки верхней эпидермы вытянутые, узкие, длинные, с закругленными углами. Клетки над жилкой более широкие и с утолщенными стенками по сравнению со всеми остальными. Клетки нижней эпидермы подобны клеткам верхней, но с более тонкими стенками и с менее резкими границами между смежными клетками, расположенные под жилкой клетки также более широкие. Устьица гаплохейльные, расположены двумя полосами (лентами) между средней жилкой и краем листа. Клетки устьичных полос многоугольные, близки к округлым и с более утолщенными стенками по сравнению со всеми остальными эпидермальными клетками. В каждой устьичной полосе насчитывается 3—4 ряда устьиц, между которыми расположены более мелкие клетки. Замыкающие клетки у некоторых устьиц разрушены, а у сохранившихся окружены 5—7 побочными клетками, резко не разделяющимися на полярные и боковые. Устьичные щели вытянутые или округлые, ориентированы по длине листа.

Сравнение. Наибольшее сходство *Torreya longifolia* имеет с *T. moelleri* Florin. Морфологические признаки обоих видов не обнаруживают значительных различий, за исключением небольшой подогнутости краев листа у *Torreya moelleri*, чего не наблюдается у описываемых экземпляров. Анатомические различия в строении эпидермы у сравниваемых видов выражены более резко. У *Torreya moelleri* устьица более мелкие, окружены побочными клетками, нависающими над замыкающими клетками. У *T. longifolia* устьица крупнее, а побочные клетки не нависающие. В устьичных полосах *T. moelleri* насчитывается 10—12 рядов устьиц, а у *T. longifolia* их всего только 3—4.

Строение и расположение устьиц у *T. gracilis* Florin и *T. valida* Florin ближе к *T. moelleri*, чем к *T. longifolia*. *T. longifolia* отличается от указанных выше видов побочными клетками устьиц, не образующими сплошного кольца и не нависающими над замыкающими клетками.

Геологическое и географическое распространение. Юра, юго-западные отроги Гиссарского хребта, сай Бахча, левый приток р. Кызыл-Дарьи (сборы Н. П. Гомолицкого, разрез 1, слои 13 и 18б).

## Род *TOMHARRISIA* Florin, 1958

*Tomharrisia kurbatovii* Gomolitzky, sp. n.

Табл. I, фиг. 4—7.

Голотип. БИН, № Кд-765/14 (62). Юго-западные отроги Гиссарского хребта, сай Вуары, правый приток р. Кызыл-Дарьи, юра, гурудская свита.

Диагноз. Листья мелкие ланцетно-линейные, располагаются по побегу в одной плоскости в два ряда, в очередном порядке и прикрепляются суженными, перекрученными и объемлющими основаниями. Листья гипостомные. Клетки верхней эпидермы квадратные с прямыми стенками. Клетки нижней эпидермы прямоугольные с прямыми стенками. Устьица мелкие, расположены двумя полосами до 4 рядов в каждой полосе. Устьица образуют цепочки. Замыкающие клетки устьиц окружены 4—6 побочными клетками.

Материал. Из одного местонахождения по саю Вуары было собрано несколько образцов с остатками небольших фрагментов побегов этого хвойного. Листья сохранились в виде фитолейм, из которых приготовлены препараты эпидермы.

Описание. Имеющийся в коллекции материал позволяет установить прикрепление листьев к побегу, а также изучить строение верхней и нижней эпидермы. Наиболее полно сохранившийся участок побега не превышает 3 см. Листья ланцетно-линейные, очередные, но благодаря изгибанию черешков располагаются в одной плоскости в два ряда. К побегу листья прикрепляются под углом 45° суженными перекрученными и облегающими ось побега основаниями. Листья 10—15 мм длины и 2 мм ширины с приостренной верхушкой, суженным, переходящим в короткий черешок основанием и одной хорошо выраженной жилкой, расположенной посередине листовой пластинки.

Листья гипостомные. Клетки верхней эпидермы прямоугольные, квадратные или неправильные, с прямыми стенками. Продольные стенки клеток параллельны длине листа, поперечные косо или перпендикулярно направлены по отношению к первым. Клетки располагаются правильными рядами. Несколько рядов этих клеток над жилкой крупнее всех остальных. Клетки нижней эпидермы прямоугольные, но более вытянутые и узкие, с прямыми стенками. Под жилкой эти клетки крупнее, а границы между ними выражены резче, они образуют 10—12 более или менее правильных рядов. Между краем листа и устьичными полосами клетки образуют более или менее пра-

вильные ряды. Эти клетки мельче в сравнении с другими, а на их стенках посередине расположены слабые утолщения (ребра). Устьица гаплохейльные, мелкие, расположены двумя полосами по краям участка под жилкой. В каждой полосе насчитывается до четырех рядов устьиц, образующих правильные цепочки. Расстояния между отдельными устьицами не выдержанные. Отдельные клетки, расположенные между устьицами, с утолщенными стенками, но настоящих срединных утолщений в виде сосочков (папилл) на них еще не образуется. Замыкающие клетки устьиц несколько погруженные, окружены 4—6 побочными клетками, полярные из которых резко не выражены. Стенки побочных клеток, обращенных в сторону устьица, имеют значительные утолщения, характерные для семейства *Taxaceae*, вследствие чего каждое устьице окружено продолговатым кольцом с перетянутыми участками. Устьичные щели правильно ориентированы вдоль листа.

Сравнение. Описываемое хвойное по строению побегов и эпидермы листьев принадлежит к роду *Tomharrisia*. Род *Tomharrisia*, с единственным видом *T. ramosa* Florin, впервые описан Флорином (Florin, 1958). Гиссарское растение отличается от *T. ramosa* более мелкими листьями, прикреплением их к побегу суженными, перекрученными и объемлющими ось побега основаниями, а не короткими черешками, как у другого вида. Кроме различий в морфологических признаках, оба сравниваемые вида не обнаруживают полного сходства и в анатомическом строении эпидермы листьев. Клетки верхней эпидермы *T. kurbatovii* с прямыми стенками, а у *T. ramosa* последние обнаруживают извилистое строение, причем у клеток, расположенных над жилкой, эта извилистость стенок слабее проявляется, чем на боковых участках пластинки. Наблюдаются различия и в строении нижней эпидермы. В отличие от *T. ramosa*, у описываемого вида клетки нижней эпидермы с прямыми стенками, более мелкие устьица, меньшее число их рядов в каждой полосе, менее выраженные срединные утолщения в виде сосочков (папилл) на стенках клеток между устьицами. У *T. kurbatovii* устьица окружены продолговатыми кольцами с перетянутыми участками, которые не выражены в такой же степени у *T. ramosa*.

Как видно из описания, гиссарское хвойное имеет достаточно важные диагностические признаки, не позволяющие отождествить его с *Tomharrisia ramosa*. Новый вид описывается в честь геолога В. В. Курбатова, открывшего многие интересные местонахождения юрских растений в юго-западных отрогах Гиссарского хребта.

Геологическое и географическое распространение. Юра, юго-западные отроги Гиссарского хребта, сай Вуары, правый приток р. Кызыл-Дарьи (сборы Н. П. Гомолицкого, разрез 2, слой 4).

---

### Таблица I

Фиг. *1—3*. *Podocarpophyllum dorofeevii* Gomolitzky, sp. n.: *1*, *2* — фрагменты листьев (натур. вел., экз. № Кд-1006/14 (62) и Кд-1005/14 (62), Тырна-Дарья); *3* — участок эпидермы без устьиц (увел. 450, экз. № Кд-1005/14 (62), Тырна-Дарья). Фиг. *4—7*. *Tomharrisia kurbatovii* Gomolitzky, sp. n.: *4* — участок побега с листьями (натур. вел., экз. № Кд-765/14 (62), Вуары); *5* — участок верхней эпидермы (увел. 110, экз. № Кд-765/14 (62), Вуары); *6* — участок нижней эпидермы (увел. 110, экз. № Кд-765/14 (62), Вуары); *7* — то же (увел. 450, экз. № Кд-765/14 (62), Вуары).

### Таблица II

Фиг. *1—7*. *Torreya longifolia* Gomolitzky, sp. n.: *1*, *2* — фрагменты листьев (натур. вел., экз. № Кд-64а/14 (62) и Кд-64/14 (62), Бахча); *3* — участок верхней эпидермы (увел. 110, экз. № Кд-64/14 (62), Бахча); *4* — участок нижней эпидермы (увел. 110, экз. № Кд-64/14 (62), Бахча); *5* — то же (увел. 450, экз. № Кд-64/14 (62), Бахча); *6* — изолированные листья (натур. вел., экз. № Кд-183/14 (62), Бахча); *7* — отдельные устьица (увел. 450, экз. № Кд-183/14 (62), Бахча).

### Таблица III

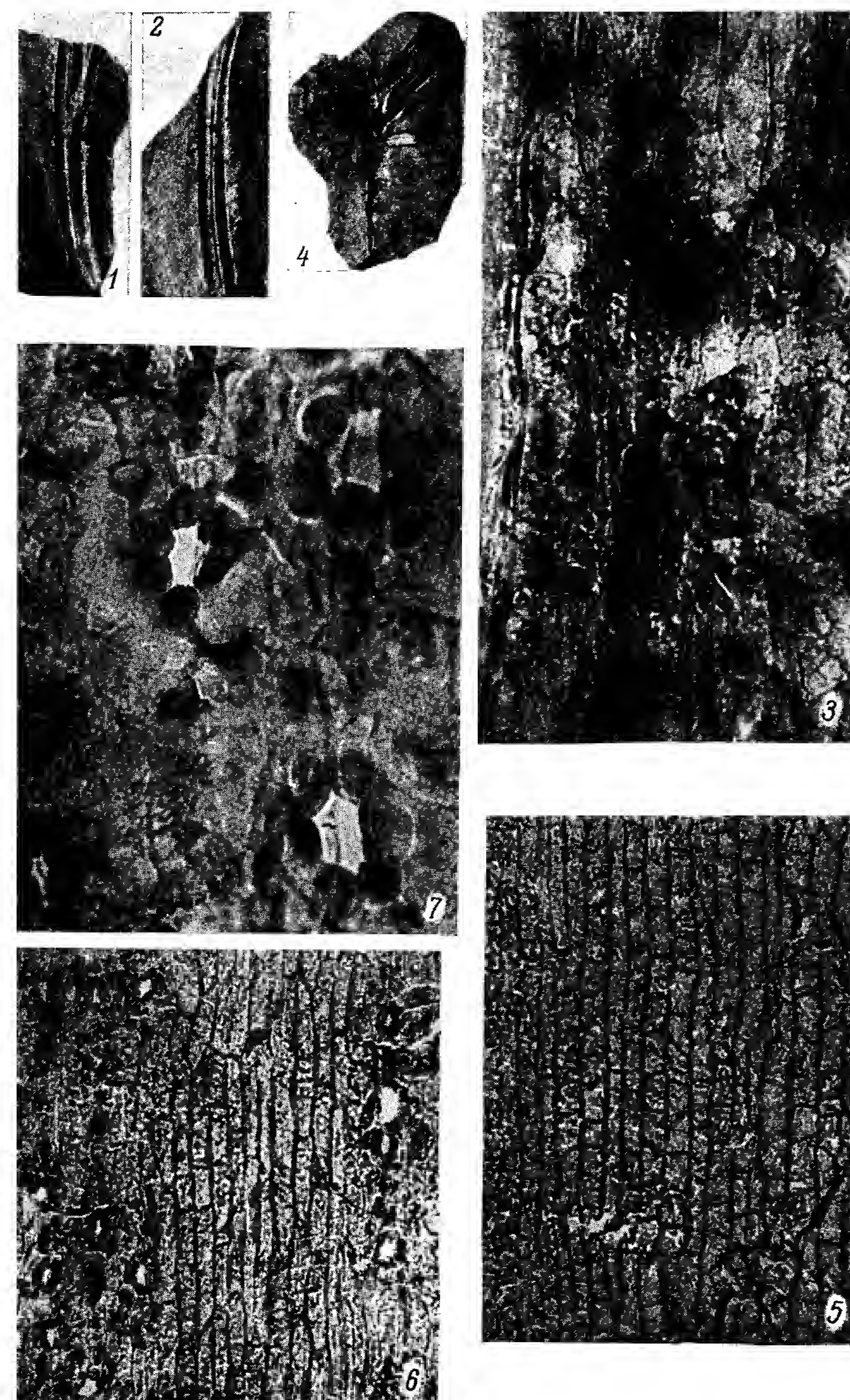
Фиг. *1—6*. *Storgaardia hissarensis* Gomolitzky, sp. n.: *1* и *5*, *6* — фрагменты листьев (натур. вел., экз. № Кд-216/14 (62) и Кд-259/14 (62), Бахча); *2* — участок верхней эпидермы (увел. 110, экз. № Кд-216/14 (62), Бахча); *3* — участок нижней эпидермы (увел. 110, экз. № Кд-216/14 (62), Бахча); *4* — то же (увел. 450, экз. № Кд-216/14 (62), Бахча).

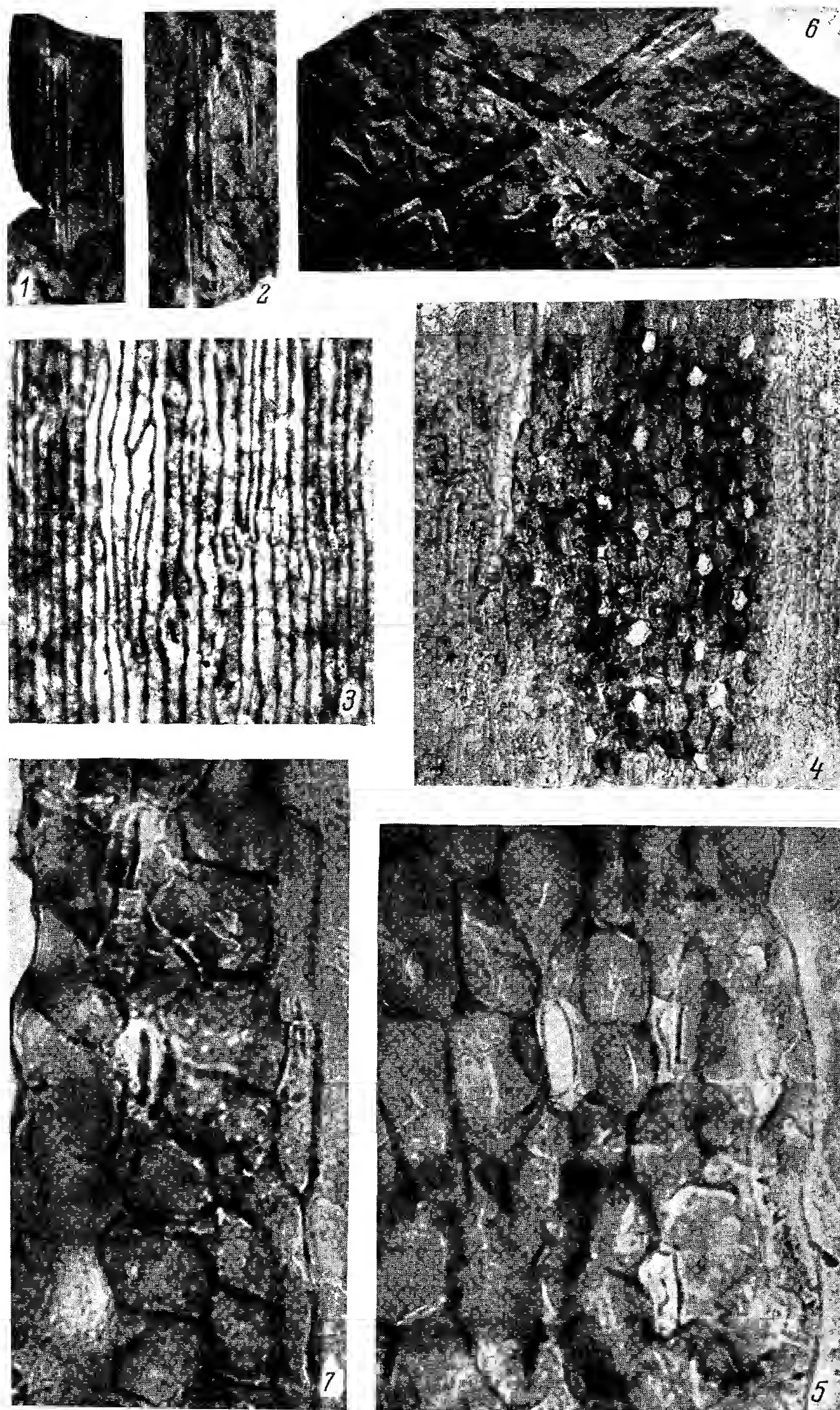
### Таблица IV

Фиг. *1—5*. *Haiburnia sveshnikoviae* Gomolitzky, sp. n.: *1* и *4*, *5* — участки побегов с листьями (натур. вел., экз. № Кд-642/14 (62), Кд-681/14 (62) и Кд-634/14 (62), Вуары); *2* — участок устьичной полосы (увел. 110, экз. № Кд-642/14 (62), Вуары); *3* — то же (увел. 450, экз. № Кд-642/14 (62), Вуары). Фиг. *6—7*. *Elatides ketoviae* Gomolitzky, sp. n.: *6* — облиственная ветвь с женскими шишками (натур. вел., экз. № Кд-772/14 (62), Зармас); *7* — изолированная женская шишка (натур. вел., экз. № Кд-801/14 (62), Зармас).

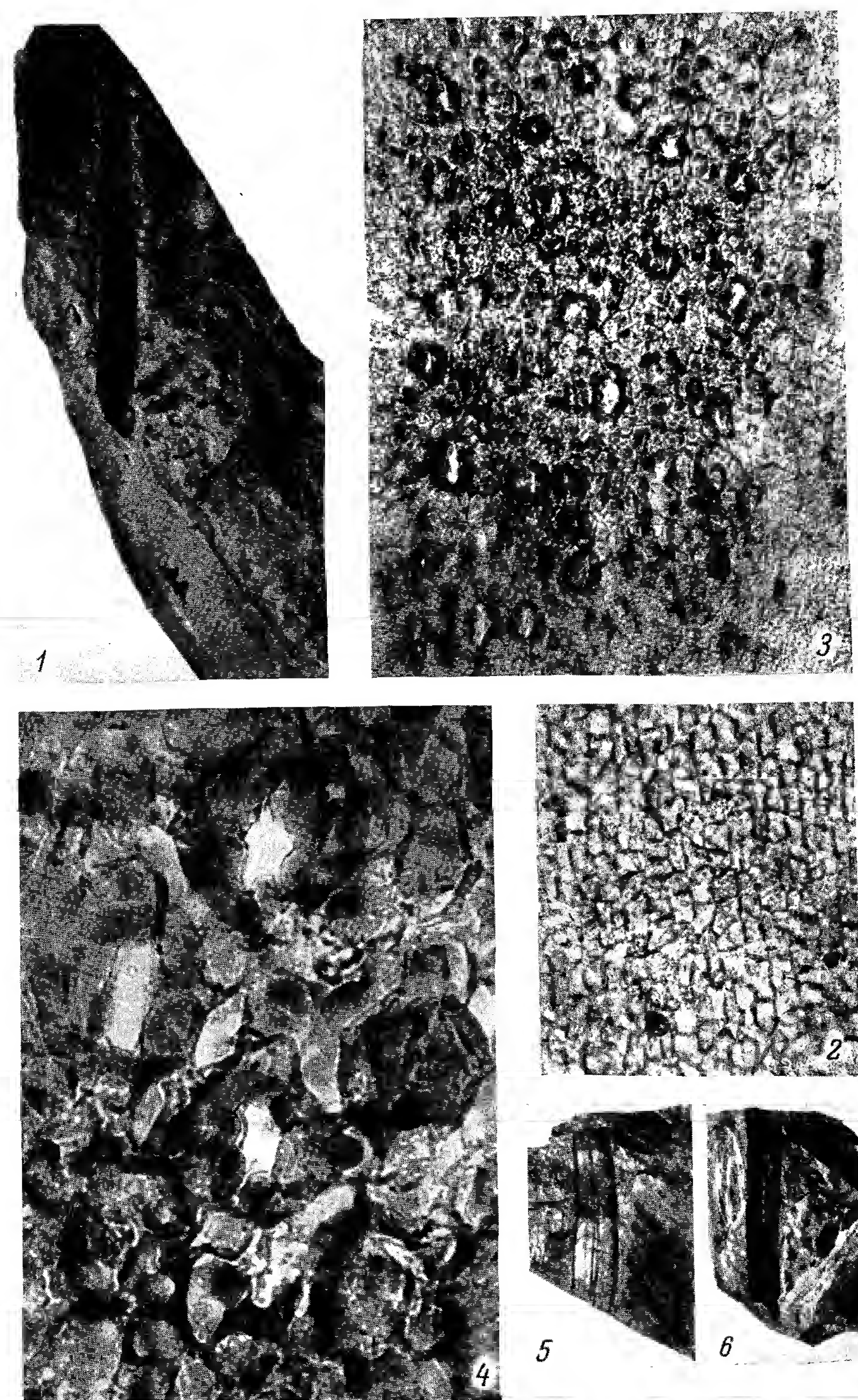


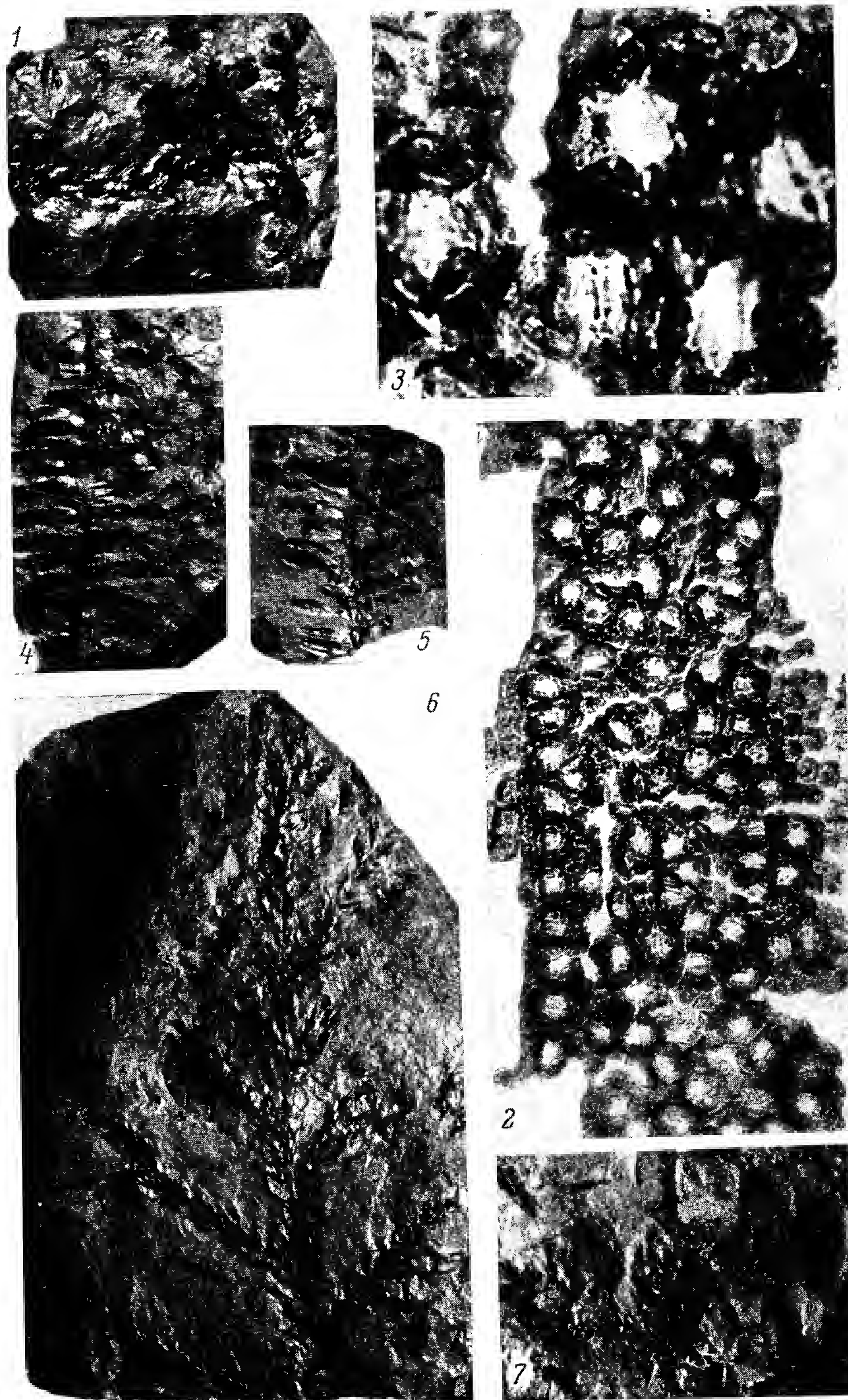





1
2
6
3
4
7
5




1
3
4
2
5
6




## Род *STORGAARDIA* Harris, 1935

### *Storgaardia hissarensis* Gomolitzky, sp. n.

Табл. III, фиг. *1—6*

Голотип. БИН, № Кд-216/14 (62). Юго-западные отроги Гиссарского хребта, сай Бахча, левый приток р. Кызыл-Дарьи, средняя юра, гурудская свита.

Диагноз. Листья гипостомные. Клетки верхней и нижней эпидермы прямоугольные с прямыми стенками. Устьица расположены двумя полосами из 6—8 рядов в каждой полосе. Замыкающие клетки устьиц окружены несколькими побочными клетками (5—7), которые сливаясь между собой, образуют утолщенное кольцо.

Материал. Из одного местонахождения по саю Бахча собраны многочисленные изолированные листья с одной жилкой, из фитолейм которых приготовлены препараты эпидермы.

Описание. Листья линейные, прямые, плоские, с одной срединной жилкой, окаймленной с боков двумя бороздками. Прикрепление листьев к побегу ни на одном из образцов не сохранилось. Верхушки листьев приостренные, а основания суженные, переходящие, вероятно, в короткий черешок. В длину листья достигали более 7 см, в ширину 4—7 мм.

Листья гипостомные. Клетки верхней эпидермы прямоугольные, квадратные и многоугольные, с прямыми стенками. Клетки нижней эпидермы прямоугольные, с прямыми и более тонкими стенками в сравнении с верхней эпидермой. Клетки центрального участка, расположенные под жилкой, прямоугольные, узкие и вытянутые, с прямыми толстыми стенками, образующие правильные ряды. Устьица гаплохейльные, расположены двумя полосами по краям листа между жилкой и краем. В каждой полосе насчитывается 6—8 рядов устьиц, не образующих правильных цепочек. В устьичных полосах между устьицами имеются более мелкие клетки. Замыкающие клетки устьиц окружены несколькими (возможно, 5—7) побочными клетками, которые. сливаясь между собою, образуют утолщенное кольцо. Устьичные щели ориентированы по длине листа. Между краем листа и устьичными полосами расположены наиболее тонкие участки нижней эпидермы. Клетки этого участка прямоугольные, с прямыми стенками.

Сравнение. Род *Storgaardia* с типичным видом *S. spectabilis* Harris установлен Гаррисом (Harris, 1935) из слоев, принадлежащих зоне *Thaumatopteris* в Восточной Гренландии. Для рода *Storgaardia* характерны только стерильные облиственные побеги с двурядным расположением противопоставленных листьев, у которых приостренные верхушки, суженные основания, переходящие в короткий черешок, и одна жилка. Как справедливо замечает Гаррис (Harris, 1935), такие изолированные листья часто определяют как *Pityophyllum longifolium* Nathorst. Описываемые листья были обнаружены лишь в изолированном виде, а установить принадлежность их к роду *Storgaardia* помогло изучение эпидермы. Анатомическое строение эпидермы гиссарского экземпляра аналогично гренландскому виду. Оба вида имеют одинаковое строение и расположение устьиц. У одного и другого видов устьица окружены побочными клетками, которые, сливаясь, образуют сплошное утолщенное продолговатое кольцо. Полное отождествление сравниваемых растений не представляется возможным потому, что у листьев гренландского вида клетки нижней эпидермы обнаруживают извилистость стенок, а в клетках устьичной полосы наблюдаются срединные утолщения в виде сосочков (папилл). У *S. hissarensis* в некоторых клетках устьичной полосы тоже намечаются слабые утолщения, но они еще не имеют вида ясно выраженных срединных утолщений — сосочков (папилл). Гиссарские листья имеют более мелкие размеры и, кроме того, неизвестно их расположение на побеге. Так как гиссарские листья обладают некоторыми, только им присущими диагностическими признаками, они выделены в новый вид *Storgaardia hissarensis* — по названию горной системы, откуда этот вид происходит.

Геологическое и географическое распространение. Средняя юра, юго-западные отроги Гиссарского хребта, сай Бахча, левый приток р. Кызыл-Дарьи (сборы Н. П. Гомолицкого, разрез 1, слой 25).

## Семейство *TAXODIACEAE*

## Род *HAIBURNIA* Harris, 1952

### *Haiburnia sveshnikoviae* Gomolitzky, sp. n.

Табл. IV, фиг. *1—5*.

Голотип. БИН, № Кд-642/14 (62). Юго-западные отроги Гиссарского хребта, сай Вуары, правый приток р. Кызыл-Дарьи, юра, гурудская свита.

Диагноз. Листья мелкие линейно-ланцетные расположены по побегу двурядно. Устьица расположены полосами из 5—6 не строго выдержанных рядов в каждой полосе. Замыкающие клетки устьиц окружены 5—7 побочными клетками. Побочные клетки самостоятельны для каждого устьица.

Материал. В коллекции имеется около десятка образцов с остатками описываемого хвойного из одного местонахождения. Эти остатки сохранились преиму-

щественно как отпечатки побегов и лишь в редких случаях — в виде небольших участков фитолейм. Приготовление препаратов эпидермы вызвало большие трудности, а наилучший препарат представлен небольшим участком устьичной полосы.

О п и с а н и е. Облиственный побег, полнее сохранившийся, имеет более 6 см в длину и 2.5 см в ширину. Листья линейно-ланцетные, расположены спирально под углом 70—90° к оси побега. Края листьев цельные, верхушки приостренные, основания суженные, низбегающие на ось побега. Листья имеют одну отчетливую жилку, расположенную посередине листовой пластинки, 8—13 мм длины и 2—3 мм ширины. На отпечатке листья имеют двурядное расположение.

Препарат эпидермы листа представлен небольшим фрагментом устьичной полосы, поэтому, возможно, не дает полного представления о ее строении. Клетки нижней эпидермы многоугольные, близки к округлым с прямыми стенками и округленными углами. Эти клетки непосредственно примыкают к устьичной полосе. Устьица гаплохейльные, вероятнее всего, располагались двумя полосами на нижней эпидерме, как у большинства других хвойных. В полосе насчитывается 5—6 не строго выдержанных рядов устьиц. Замыкающие клетки устьиц окружены 5—7 побочными клетками. Побочные клетки резко не разделяются на полярные и боковые, а образуют равномерное кольцо вокруг замыкающих клеток. Побочные клетки самостоятельны для каждого устьица, хотя они могут располагаться близко одна от другой. Замыкающие клетки устьиц слабо погруженные. Устьичные щели не имеют правильной ориентировки.

С р а в н е н и е. Морфологические признаки и строение устьиц описываемого хвойного свидетельствуют о том, что оно принадлежит к роду *Haiburnia*, установленному Гаррисом (Harris, 1952) из юрских отложений Йоркшира. Типичным видом этого рода является *Haiburnia setosa* (Phillips) Harris. Описание этого вида приводится еще и Флорином (Florin, 1958). Основное отличие *Haiburnia setosa* от *H. sveshnikoviae* заключается в расположении устьиц. У 1-го вида устьица располагаются разобщенно и изолированно друг от друга, без образования устьичных полос, что является весьма важным диагностическим признаком, не позволяющим отождествить гиссарское и йоркширское хвойные в видовом отношении. Другой вид — *H. blackii* Harris (Harris, 1952) — отличается от гиссарского еще резче и не только по анатомическим, но и по морфологическим чертам строения. Морфологически этот вид очень напоминает *Brachyphyllum*. Так как до настоящего времени род *Haiburnia* представлен только двумя видами — *H. setosa* и *H. blackii*,— резко отличающимися от гиссарского, то мы считаем возможным для гиссарских материалов предложить новое видовое название — *Haiburnia sveshnikoviae*, данное в честь исследователя ископаемых хвойных И. Н. Свешниковой.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Юра, юго-западные отроги Гиссарского хребта, сай Вуары, правый приток р. Кызыл-Дарьи (сборы Н. П. Гомолицкого, разрез 2, слой 3).

### Род ***ELATIDES*** Heer, 1876

### *Elatides ketoviae* Gomolitzky, sp. n.

**Табл. IV, фиг. *6—7***

Г о л о т и п. БИН, № Кд-772/14 (62). Юго-западные отроги Гиссарского хребта, сай Зармас, левый приток р. Кызыл-Дарьи, средняя юра, гурудская свита.

Д и а г н о з. Ветви покрыты спирально расположенными листьями. Женские шишки расположены на концах облиственных побегов. Они имеют 9—15 мм в длину и 6—11 мм в ширину. Шишечные чешуи черепитчатые, спирально расположенные.

М а т е р и а л. Ветви этого хвойного происходят из трех местонахождений. Лучшей сохранности материал, представленный как облиственными ветвями, так и органически с ними связанными женскими шишками, собран в сае Зармас по разрезу 3, в слое 9. Отпечатки только с вегетативными частями этого растения известны также из сая Бахча по разрезу 1 в слое 44 и на Тырна-Дарье. Препаратов эпидермы листьев получить не удалось.

О п и с а н и е. Самая большая ветвь, представленная в коллекции, имеет длину около 30 см, при ширине оси ветви в ее нижней части 7 мм. Ветвление моноподиальное. Ветви густо покрыты спирально расположенными в основании объемлющими листьями. Листья удлиненно-ромбовидные, с заостренной верхушкой, суженным основанием и одной жилкой, расположенной посередине листовой пластинки в глубоком желобке. Каждый лист шиловидно изогнут, но к побегу прижат в нижней половине. Женские шишки расположены на концах небольших облиственных побегов, 9—15 мм в длину и 6—11 мм в ширину. На верхушке плодущей ветви на 5 см длины насчитывается 6 женских шишек, а побеги их несущие удалены друг от друга по оси ветви на 14—18 мм. Сохранность женских шишек неудовлетворительная, поэтому изучить подробно их строение не представляется возможным. Видно, что шишечные чешуи черепитчатые и густо спирально расположенные, к верхушке они сильно сужены, серповидно загнуты.

С р а в н е н и е. От описываемого *Elatides ketoviae* наиболее полно изученный вельдский вид *E. bommeri*, так же, как и *E. curvifolia* (Dunker) Nathorst, отличаются листьями, более длинными и отстающими от оси побега. Отождествлению гиссарского хвойного с вельдским препятствует и недостаточно хорошая сохранность женских шишек первого. Большое сходство *Elatides ketoviae* имеет с *Pagiophyllum setosum* (Phillips) Seward, описанным Сьюордом (Seward, 1912) из Афганистана и М. И. Брик



(1952) из Западного Казахстана, с *Cheirolepis setosus* (Phillips) Seward, описанным В. Д. Принада (1938) из Эмбенского района, и с *Elatides setosa* (Phillips) Stanisl., описанным Ф. А. Станиславским (1957) из Днепровско-Донецкой впадины. Гаррис (Harris, 1952) на основании изучения эпидермы йоркширского хвойного, которое первоначально было описано Филлипсом (Phillips, 1875) как *Brachyphyllum setosum* Phillips, установил новый род *Haiburnia* и ввел новую комбинацию для этого ранее известного растения *Haiburnia setosa* (Phillips) Harris. Поэтому все ранее установленные морфологические комбинации этого вида оказались устаревшими. *Elatides ketoviae* трудно сравнивать с другим хорошо изученным видом — *E. williamsonii* (Brongniart) Seward (Harris, 1943), для которого известно строение эпидермы листьев и детально изучены мужская и женская шишки. Женская шишка *Elatides williamsonii* значительно крупнее, чем у гиссарского вида, поэтому отождествление их исключается. Вид назван в честь известного исследователя мезозойских флор СССР А. Н. Турутановой-Кетовой.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Средняя юра, юго-западные отроги Гиссарского хребта, сай Зармас (разрез 3, слой 9), сай Бахча (разрез 1, слой 44), левые притоки р. Кызыл-Дарьи. Левый берег р. Тырна-Дарьи в ее верхнем течении (Тырна 2) (сборы Н. П. Гомолицкого).

## ЛИТЕРАТУРА

Б р и к М. И. (1952). Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений бассейна среднего течения реки Илек в Западном Казахстане. Тр. ВСЕГЕИ, 77. — Б у р а к о в а А. Т. (1963). Флора юрских отложений Туаркыра. Проблема нефтегазоносности Средней Азии. Тр. ВСЕГЕИ, 88, 13. — В а с и л е в с к а я Н. Д., В. В. П а в л о в. (1963). Стратиграфия и флора меловых отложений Лено-Оленекского района Ленского угленосного бассейна. Проблемы нефтегазоносности Арктики. 11. Тр. Инст. геолог. Арктики, 128. — В а х р а м е е в В. А. (1958). Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба. Региональная стратиграфия СССР, 3.— Г е н к и н а Р. З. (1963). Ископаемая флора среднеюрских угленосных отложений Восточно-Уральского месторождения Орского буроугольного бассейна. — Г о м о л и ц к и й Н. П. (1962). *Podocarpophyllum* — новый род хвойных из юрских угленосных отложений Ангрена в Средней Азии. Бот. журн., 7. — П р и н а д а В. Д. (1938). Материалы к юрской флоре Эмбенского района. Проблемы палеонтологии. 4. — П р и н а д а В. Д. (1962). Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. — С а м ы л и н а В. А. (1963). Мезозойская флора нижнего течения Алдана. Палеоботаника, IV. — С т а н и с л а в с к и й Ф. А. (1957). Ископаемая флора батско-келловейских отложений Донецкого бассейна из Днепровско-Донецкой впадины. — A r n o t t G. A. W. (1838). On the genus *Torreya*. Annals of Natural History, 1. — F l o r i n R. (1958). On Jurassic Taxads and Conifers from North-Western Europe and Eastern Greenland. Acta Horti Bergiani, 17, 10. — H a r r i s T. M. (1935). The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. Part 4, Meddelelser om Grønland, 112. 1. — H a r r i s T. M. (1943). The fossil conifer *Elatides williamsonii*. Annals of botany, New ser., 7, 28. — H a r r i s T. M. (1952). Notes on the Jurassic flora of Yorkshire. The annals and magazine of natural history, 5, 52, ser. 12. — H a r r i s T. M. (1953). Conifers of *Taxodiaceae* from the Wealden formation of Belgium. Institut royal des sciences naturelles de Belgique Memoires. Memoire № 126. — H e e r O. (1876). Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens und des Amurlandes. Mem. Acad. Imp. Sci., ser. VII, XXII, 12. — H e e r O. (1881). Contributions á la flore fossile du Portugal. — N a t h o r s t A. G. (1897). Zur mesozoischen Flora Spitzbergens gegründet auf die Sammlungen der Schwedischen Expeditionen Kongl. Svensk. Vet. Akad. Handl., 30, 1. — P h i l l i p s J. (1875). Illustrations of the Geology of Yorkshire, I. The Yorkshire Coast, 3rd ed. — S e w a r d A. C. (1912). Mesozoic plants from Afghanistan and Afghan-Turkistan. Memoirs of the geological survey of India. New ser., IV, Memoir № 4. — S e w a r d A. C. (1919). Fossil plants. IV.

Ленинград.

---

## NEW JURASSIC *CONIFERALES* FROM THE SOUTH-WESTERN SPRUS OF HISSAR MTS.

**By N. P. Gomolitzky**

### SUMMARY

Six new species of Jurassic *Coniferales* are described. The method of investigation was the examination of the leaf epidermis. The necessity of retaining for a while the conventional generic names and the names of congenera, such as *Elatocladus*, *Taxocladus* and *Pityophyllum*, is pointed out. The formal genera are gradually divided into smaller genera. Thus, within *Pityophyllum* the genera *Podocarpophyllum*, *Torreya* and *Storgaardia* were distinguished on the basis of the data of leaf epidermis studies.

УДК 581.55 (471.12)

Т. Г. Абрамова и Г. И. Козлова

# ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

С 1 картой

(Получено 17 VI 1963)

Геоботаническое районирование имеет значение при решении вопросов освоения новых территорий и преобразования растительного покрова. Оно дает возможность наметить более правильное практическое использование растительных ресурсов тех или иных областей и в связи с этим необходимо для сельскохозяйственного районирования.

В основу геоботанического районирования положен растительный покров (Принципы геоботанического районирования, 1940 г.; Лавренко, 1947) как компонент географической среды и индикатор соотношений различных природных факторов (рельефа, литологического состава материнских пород, почв, гидрологических условий), взаимодействующих на определенном участке земной поверхности (Сочава, 1952).

Изучением растительного покрова различных районов Вологодской области в разные годы занимались Н. В. Ильинский, А. П. Шенников, Ю. Д. Цинзерлинг, А. А. Корчагин, Р. В. Бобровский и другие исследователи.

Геоботаническое районирование Вологодской области с выделением геоботанических районов было произведено в 20—30-х гг. А. П. Шенниковым (1933) и Ю. Д. Цинзерлингом (1934). Более крупные единицы районирования — геоботанические округа — на территории области были выделены при геоботаническом районировании СССР (1947) и Р. В. Бобровским (1957).

Геоботаническое районирование является более объективным, если оно произведено на основе типологической карты растительности, составленной в результате тщательного анализа природной среды или еще лучше — в серии или комплексе с другими природными картами (геоморфологической, четвертичных отложений, почвенной) одновременно и в едином масштабе (Абрамова, 1962).

Основой для предлагаемого геоботанического районирования Вологодской области послужила среднемасштабная типологическая карта растительности, составленная Т. Г. Абрамовой и Г. И. Козловой (в серии с другими природными картами) по материалам лесоустройства и полевым (маршрутным и ключевым) исследованиям (1956—1958 гг.) авторов и студентов географического и биолого-почвенного факультетов Ленинградского университета.

Остановимся на общей характеристике растительного покрова Вологодской области.

Л е с а покрывают около 70% территории Вологодской области; наибольшей лесистостью (70—80%) отличаются ее север и восток; в юго-западных же районах, вследствие освоения значительной части лесов под пашню и луга, лесная площадь сократилась до 20—30%. При значительной протяженности территории области с севера на юг наблюдается зональное расчленение лесной растительности.



Вологодская область лежит в пределах двух подзон лесной (таежной) зоны: в среднетаежной подзоне, характеризующейся господством на дренированных плакорах ельников-черничников, и южнотаежной подзоне с преобладанием южнотаежных ельников-кисличников и черничников дубравнотравянистых, сменившихся на значительных территориях производными мелколиственными лесами.

Граница между подзонами по Геоботаническому районированию СССР (1947) и Геоботанической карте СССР (1954) проходит почти вдоль 60° 00′ с. ш. Исследования растительного покрова, произведенные авторами, позволили уточнить границу: она проводится примерно по 60° 00′ в центральной части области, поднимаясь выше к 60° 30′ с. ш. восточнее Белого озера и на востоке области не является линейной, а представляет переходную полосу, которая включает иногда целые геоботанические районы.

В Вологодской области господствуют темнохвойные леса. Коренной зональной формацией являются е л ь н и к и (38.8% лесопокрытой площади), широко распространенные на суглинистых и супесчаных моренных отложениях северных и восточных районов области. Основными лесообразующими породами являются: ель европейская, ель сибирская и переходные между ними формы. Еловые леса представлены следующими основными группами типов (по В. Н. Сукачеву): 1) зеленомошными, занимающими более 50% всех ельников; 2) болотнотравяными; 3) долгомошными; 4) сфагновыми и 5) сложными, характерными для южнотаежной подзоны. Южнотаежные ельники отличаются более высоким бонитетом, приростом древесины и запасами ее.

М е л к о л и с т в е н н ы е л е с а (березняки, осинники, сероольшатники) (36.7% лесопокрытой площади) являются производными ельников. Они возникли на их месте в результате пожаров и рубок и ими же со временем сменяются. Мелколиственные леса представлены теми же группами, что и ельники. Наиболее крупные массивы мелколиственных лесов сосредоточены в южных, более освоенных районах области.

С о с н о в ы е л е с а (24.5% лесопокрытой площади) приурочены в основном к песчаным озерноледниковым и торфяным отложениям. Сосняки представлены следующими основными группами типов: 1) лишайниковыми, 2) зеленомошными (преимущественно брусничниками), 3) травяными, 4) долгомошными, 5) сфагновыми и 6) сложными. К коренным типам среди сосновых лесов относятся лишайниковые, приуроченные к бедным песчаным почвам, и сфагновые — на торфяно-глеевых почвах. Остальные типы сосняков являются длительно-производными и могут сменяться ельниками.

В области широко распространены леса смешанного состава. Постоянна примесь мелколиственных пород (березы, осины) в хвойных лесах.

Леса — основное богатство Вологодской области. Эксплуатационная часть лесов составляет 88% от всей лесопокрытой площади. Общие запасы древесины, главным образом спелых и перестойных насаждений, составляют 733.606 тыс. м³. Большая часть заготовляемой древесины вывозится за пределы области; значительная ее часть потребляется местными лесопильными, целлюлозно-бумажными и другими производствами.

Л у г а занимают 7.6% территории области. Почти все они возникли на месте лесных расчисток или заброшенной пашни. Более крупные (25—50 га) луговые массивы сосредоточены в южной части области. Господствуют материковые луга — суходольные и низинные; пойменные (заливные) луга составляют только 3% луговой площади. (Краткая характеристика лугов области дана в работе Козловой, 1963).

Б о л о т а составляют 10—12% территории области. Они распределены неравномерно, что обусловлено природными различиями территории. Более заболочены юго-западная и центральная части области (от 12 до 39% площади); в южных и восточных районах болота занимают 1—2%, а местами и менее 1%. Преобладают болота верхового типа; по данным

Торфяного фонда (1955), они составляют свыше 50% площади болот области. Обширные верховые болотные массивы равнин юго-запада и центра характеризуются широким развитием грядово-мочажинных и грядово-озерковых комплексов и сильно выпуклой (до 7 м) поверхностью. Они относятся к болотным массивам русского типа (по классификации Ципзерлинга, 1938). Верховые болота, развивающиеся в понижениях холмистого рельефа отличаются небольшими размерами, незначительным расчленением поверхности, слабым развитием топяных участков, хорошим ростом сосны.

Для Вологодской области специфичны переходные лесные болота, чаще березово-сосновые. Крупные лесные болота встречаются в приозерных низменностях озер Воже, Белого, Никольского и др. Значительно распространены (15% площади) переходные кустарничково-осоковые болота в слабо дренированных межхолмных понижениях холмистого моренного рельефа Вытегорско-Кемско-Белозерского геоботанического округа. Низинные болота представлены как лесными (сосново-березовыми, елово-черноольховыми), так и безлесными (травяными и травяно-моховыми). В понижениях холмистого рельефа с близким к поверхности залеганием карбонатных пород развиваются значительно обводненные осоково-хвощевые топи. Обширные безлесные «чисти» покрывают почти сплошь равнинные водоразделы рр. Суды, Шогды, Андоги. Травяные (ситниково-осоковые, болотноразнотравно-осоковые) низинные болота распространены в притеррасных частях пойм крупных рек и по мелким речкам и ручьям. В местах выклинивания напорных грунтовых вод развиваются ключевые травяные или лесные болота. Низинные торфяники[1] более чем остальные типы болот имеют значение для сельского хозяйства области как кормовые угодья (сенокосы), как источники органического удобрения и потенциально луговые площади, перспективные для развития культурного луговодства.

Как уже указывалось, территория Вологодской области располагается в подзонах средней и южной тайги. В пределах каждой подзоны выделены геоботанические округа, в них своеобразие растительного покрова отражает особенности геологического строения и геоморфологических условий местности. Всего выделено 13 округов (см. карту); в среднетаежной подзоне их семь (I—VII), в южнотаежной подзоне шесть (VIII—XIII):[2]

I. Южно-Прионежский округ — переходных и низинных болот, заболачивающихся и заболоченных еловых и сосновых лесов;

II. Вытегорско-Кемско-Белозерский округ — зеленомошных ельников, сфагновых сосняков и переходных, нередко лесных болот;

III. Вожский округ — заболоченных сосняков, реже ельников и верховых и переходных болот;

IV. Харовско-Вожегодский округ — ельников и березняков зеленомошных, заболачивающихся и травяных;

V. Тотемско-Кулойский округ — ельников с небольшой примесью пихты, березняков зеленомошных и заболачивающихся и переходных и верховых болот;

VI. Тарногско-Нижнесухонский округ — сосняков, ельников с примесью пихты и березняков зеленомошных;

VII. Усть-Двинско-Сухонский округ — заболачивающихся еловых лесов и болот.

VIII. Молого-Судский округ — сосняков лишайниково-зеленомошных и сфагновых, и верховых и низинных торфяников;

IX. Белозерско-Грязовецкий округ — мелколиственных зеленомошно-дубравнотравянистых лесов и значительного развития материковых лугов;

X. Кубеноозерско-Верхнесухонский округ — березняков болотнотравяных, зеленомошно-дубравнотравянистых и болот переходных и верховых;

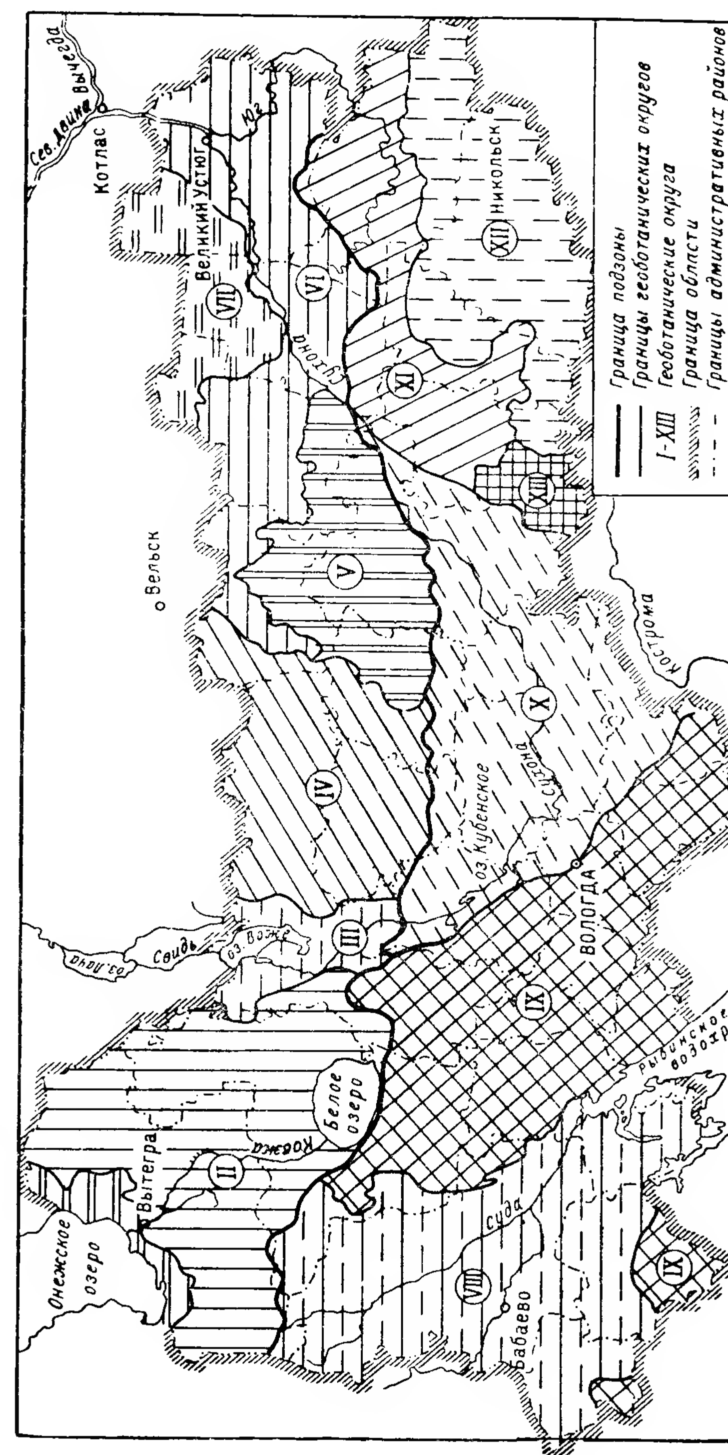
XI. Илезско-Среднеюгский округ — ельников с примесью пихты и березняков зеленомошных, зеленомошно-дубравнотравянистых и заболачивающихся;

XII. Рослятинско-Никольский округ — ельников и березняков зеленомошно-дубравнотравянистых, иногда с липовым подлеском;

[1] Определения «болото» и «торфяник» понимаются авторами как синонимы, так как, следуя Н. Д. Богдановской-Гиенэф (1946), они считают процесс торфообразования неотъемлемой особенностью каждого болотного ландшафта.

[2] Краткие характеристики округов начинаются с преобладающих на территории округа типов растительности или формаций.






Геоботанические округа Вологодской области.

*I* — Южно-Прионежский (к востоку от Онежского озера, штриховка двойными горизонтальными линиями); *II* — Вытегорско-Кемско-Белозерский; *III* — Вожский; *IV* — Харовско-Вожегодский; *V* — Тотемско-Кулойский; *VI* — Тарногско-Нижнесухонский; *VII* — Усть-Двинско-Сухонский; *VIII* — Молого-Судский; *IX* — Белозерско-Грязовецкий; *X* — Кубеноозерско-Верхнесухонский; *XI* — Илезско-Среднеюгский; *XII* — Рослятинско-Никольский; *XIII* — Чухломско-Идский.

XIII. Чухломско-Идский округ — ельников с пихтой и березняков зеленомошно-дубравнотравянистых и зеленомошных.

В каждом округе выделены геоботанические районы (всего 36 районов), являющиеся низшими единицами районирования (Абрамова и Козлова, 1963).

В качестве примеров приводится характеристика 3 геоботанических округов с входящими в них районами.

Один из округов среднетаежной зоны — **Харовско-Вожегодский лесной округ** еловых и березовых зеленомошных заболачивающихся и травяных лесов. Леса покрывают 75—80% площади округа. Они относятся к IV, реже к III классу бонитета. Значительное развитие долгомошных и сфагновых лесов (около 35% лесной площади) обусловлено широким распространением слабо дренированных моренных и озерноледниковых равнин с суглинистыми почвами и почвами двучленного профиля. Обычны типы леса переходные от зеленомошных (черничных) к травяным и сфагновым. В них нередка примесь кислицы и широколиственных элементов (сныти, копытня европейского, перловника поникшего, медуницы и др.), что связано с карбонатностью почвообразующих пород. Характерно наличие ряда видов, проникающих в область с востока (ели сибирской, пихты, лиственницы, жимолости голубой, княжика сибирского и др.). Многие из них далее на запад не идут или встречаются крайне редко. Западные виды, например вереск, образующий ассоциации сосновых лесов в западных районах области, в округе представлены слабо. В связи с этим территорию округа можно рассматривать как переходную между тайгой «без сибирских элементов» и тайгой «с сибирскими элементами».

Освоенность территории значительная для лесных округов. Пашня составляет здесь 6%, луга 7%. Это объясняется относительным плодородием значительной части почв округа, развивающихся на карбонатных моренных суглинках. Более освоены земли, расположенные по долинам р. Кубены и ее притоков. Распространены щучковые, белоусовые и значительно замоховелые трясунковые и влажноразнотравные луга. Харовско-Вожегодский округ объединяет 2 геоботанических района — Вожегодский и Харовский.

В о ж е г о д с к и й р а й о н занимает южную часть Коношско-Няндомской возвышенности. Леса покрывают около 80% площади. Преобладают ельники черничники. На карбонатных моренных суглинках в ельниках кислично-черничных появляются дубравные травянистые виды. Ельники долгомошные и осоково-сфагновые и сосняки сфагновые встречаются по западинам равнинного рельефа и в межхолмных понижениях. Значительно распространены осинники на почвах карбонатной морены. Сосняки брусничные и зеленомошно-лишайниковые приурочены к камам и террасам р. Кубены, сложенным песками.

Х а р о в с к и й р а й о н занимает западную часть Присухонской равнины. Леса покрывают около 75% площади. Широко распространены травяные березняки и чернично-влажноразнотравные, чернично-сфагновые, долгомошные, сфагновые и осоково-сфагновые ельники. Встречаются крупные верховые болота в окрестностях озер Кумозерского, Катромского, Чивицкого; нередки переходные болота, облесенные сосной и березой. Луга района охарактеризованы в работе Г. И. Козловой (1958).

Ведущими отраслями хозяйства Харовско-Вожегодского округа, связанными с его природными особенностями, являются лесное хозяйство и лесодобывающая промышленность. Основной специализацией сельского хозяйства следует считать молочное животноводство и отчасти льноводство.

Одним из округов южнотаежной подзоны является **Молого-Судский болотно-лесной округ** сосняков лишайниково-зеленомошных и сфагновых и верховых и низинных торфяников. Леса составляют здесь 50—60%, торфяники — 35% площади округа. Территория округа освоена незначительно; сельскохозяйственные земли составляют 9% площади, из них луга 5%. На дерново-карбонатных почвах северной части округа развиваются мелкозлаковые луга с обилием клеверов. В южной части округа, помимо мелкозлаковых лугов обедненного состава, распространены пустошные луга и пустоши — овечьеовсяницевые, белоусовые и замоховелые мелкоосочники. По менее крупным рекам развиваются слабо заливаемые луга, сходные по составу растительности с низинными водораздельными лугами. Крупнозлаковые (лисохвостные, луговоовсяницевые, тимофеечные) пойменные луга встречаются только по крупным рекам южной части округа с выраженной поймой (по р. Мологе, частично р. Чагодоще).

Представляет интерес южная большая часть округа, выделенная в Б а б а е в о - Ч е р е п о в е ц к и й г е о б о т а н и ч е с к и й р а й о н. Здесь, на плоской, местами волнистой озерноледниковой равнине Молого-Судского междуречья, сложенной песками, реже супесями, господствуют сосновые леса, составляющие от 50 до 85% лесопокрытой площади района: лишайниково-зеленомошные, зеленомошные (брусничники) и сухотравные (с овечьей овсяницей, кошачьей лапкой, тимьяном) III—IV классов бонитета. На слабо дренированных плоских водоразделах — сосняки долгомошные, сфагновые и багульниковые V и Va класса бонитета. Верховые болотные массивы русского типа (Цинзерлинг, 1938), сливающиеся местами в сложные болотные системы, занимают около 40% площади района, покрывая почти сплошь плоскоравнинные междуречья. Для болот характерны грядово-мочажинные и грядово-озерковые комплексы с многочисленными вторичными озерками и остаточными озерами. На грядах господствуют кустарничково- и пушицево-сфагновые, в мочажинах — шейхцериево- и пушицево-гидрофильносфагновые группировки. Залежь верховых торфяников отличается значительной глубиной, 6—8 м. На территории этого района расположены крупнейшие в европейской части РСФСР верховые торфяные массивы и системы — Уломские I и II, Серебрянниковская Гладь и Ульяновская Гладь, Дедово Поле и др.

Еловые леса встречаются вдоль рек на супесчаных почвах, на водоразделах же только в местах неглубокого залегания суглинистой морены, иногда карбонатной. Характерны пустошные луга и пустоши. Сведения о лугах этого геоботанического района имеются в работе Абрамовой (1959).

Господство сосновых лесов в районе связано с преобладанием бедных песчаных почв. Процессы заболачивания лесов и части лугов, широкое развитие водораздельных верховых торфяников, обусловливаются значительной равнинностью рельефа, слабодренирующим влиянием речной сети и наличием водоупорного горизонта (моренные суглинки или ленточные глины).

Своеобразие этого района заключается в слабой выраженности в растительном покрове характерных особенностей южнотаежной подзоны, проявляющихся в господстве сосновых лесов и верховых болот. Эта интразональность объясняется причинами локального характера — равнинностью рельефа и преобладанием песчаных отложений. Принадлежность растительного покрова этого района к южной тайге сказывается только в присутствии широколиственных элементов в еловых лесах на карбонатной морене и более южных видов (прострела — сон-травы, тимьяна обыкновенного, гвоздики узкочашечной, гвоздики-травянки, ясколки полевой и др.) в разреженных сухотравных, реже в зеленомошно-лишайниковых сосновых лесах.

Сосредоточенные в Бабаево-Череповецком районе обширные торфяные месторождения по запасам торфа (1—3 млн м$^3$), степени концентрации этих запасов и высокому качеству торфяного сырья (Торфяной фонд, 1955) занимают 1-е место в европейской части Советского Союза.

Основным направлением сельского хозяйства является животноводство, а на крайнем юге района на супесчаных почвах и льноводство. Песчаные почвы благоприятствуют развитию в округе картофелеводства.

Второй в южнотаежной подзоне — **Белозерско-Грязовецкий, луговолесной, окультуренный округ** мелколиственных зеленомошно-дубравно-

травянистых лесов и значительно развитых материковых лугов. Господствуют мелколиственные леса (березовые, осиновые, сероольховые) II—III—IV классов бонитета зеленомошно-дубравнотравянистые — производные южнотаежных ельников. Местами сохранились массивы ельников-кисличников и ельников-черничников дубравнотравянистых.

Болота, преимущественно низинные и переходные, вследствие расчлененности рельефа и дренирующего влияния речной сети не образуют крупных массивов, занимая 2—3% площади округа. По долинам рек встречаются травяно-гипновые ключевые болота. Наиболее крупные болота, преимущественно низинные лесные, сосредоточены в Комельской низменности, где (по данным института Ленгипроводхоз) они занимают около 60% площади.

Белозерско-Грязовецкий округ объединяет районы давней культуры, наиболее освоенные и заселенные, часть которых и в прежние годы славилась своим молочным хозяйством, вологодской высокомолочной породой скота, вологодским маслом. Значительная освоенность территории округа объясняется относительным природным плодородием суглинистых почв, формирующихся на карбонатной морене или безвалунных покровных суглинках Вологодской возвышенности, и благоприятными климатическими условиями (высокими суммами активных температур, продолжительностью безморозного периода).

Сельскохозяйственные угодья занимают в настоящее время около 35% площади округа. Материковые луга, образующие нередко крупные (25—50 га) массивы, составляют около 15%. Ценные крупнозлаковые луга (лугоовсяницевые, лисохвостные, ежовые, обычно с примесью клеверов) встречаются в этом округе, особенно в южной его части, чаще, чем в других.

Пойменные крупнозлаковые (канареечниковые, лугоовсяницевые, белополевицевые) луга развиты только в пойме среднего течения р. Шексны (Бобровский, 1957).

Белозерско-Грязовецкий округ объединяет несколько геоботанических районов: Южно-Устюженский, Белозерско-Кирилловский, Мяксинско-Вологодско-Грязовецкий и Среднешекснинский. Три первые района расположены в области Андогско-Кирилловских гряд и Вологодской возвышенности. Они отличаются преобладанием то березовых, то сероольховых и осиновых дубравно- или зеленомошно-травянистых лесов.

С р е д н е ш е к с н и н с к и й   г е о б о т а н и ч е с к и й   р а й о н, расположенный в Среднешекснинской низменности, значительно отличается от трех первых районов округа. Для него характерны сосновые, преимущественно сфагновые леса и крупные верховые и переходные торфяники, занимающие до 25% площади. Реже встречаются березовые леса. Распространены мелкозлаковые луга временно-избыточного увлажнения с постоянной примесью влаголюбивого широкотравья. Такая природная обособленность (интразональность) этого района Белозерско-Грязовецкого округа обусловлена равнинностью его территории, распространением двучленных отложений, опесчаненностью и перемытостью значительной части моренных суглинков и распространением озерно-ледниковых песков.

В целом Белозерско-Грязовецкий округ, отличающийся природными условиями, благоприятными для выращивания ценных кормовых культур, и наличием сравнительно крупных массивов естественных лугов, не требующих коренного улучшения, наиболее перспективен для развития молочного животноводства и льноводства. Крупные верховые, слабо обводненные и потому более пригодные для освоения торфяники Среднешекснинского района имеют промышленное и сельскохозяйственное значение (добыча топливного торфа, подстилка, торфяные удобрения). Перспективным объектом мероприятий по сельскохозяйственному использованию болот этого округа является Комельская низменность.



ЛИТЕРАТУРА

А б р а м о в а  Т. Г. (1959). Луга западных районов Вологодской области. Вестн. ЛГУ, 12, сер. геолог. и географ., 2. — А б р а м о в а  Т. Г. (1962). Значение геоботанической среднемасштабной карты при геоботаническом районировании для целей сельского хозяйства (на примере Вологодской области). В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — А б р а м о в а  Т. Г. и Г. И. К о з л о в а. (1963). Значение геоботанического районирования для сельского хозяйства (на примере районов Карелии, Ленинградской и Вологодской областей). Тез. докл. 2-й межвуз. научно-отчетной конфер. «Университеты — сельскому хозяйству». — Б о б р о в с к и й  Р. В. (1957). Растительный покров Вологодской области. В сб.: Природа Вологодской области. — Б о г д а н о в с к а я - Г и е н э ф  И. Д. (1946). О некоторых основных вопросах болотоведения. Бот. журн., 2. — Г е о б о т а н и ч е с к о е  р а й о н и р о в а н и е  СССР. (1947). Тр. Комисс. по естеств.-историч. районир. СССР, II, 2. — К о з л о в а  Г. И. (1958). Природные сенокосы Харовского района Вологодской области. Вестн. ЛГУ, 24, сер. геолог. и географ., 4. — К о з л о в а  Г. И. (1963). Основные формации лугов Вологодской области и их связь с условиями среды. Вестн. ЛГУ, 6, сер. геолог. и географ., 1. — Л а в р е н к о  Е. М. (1947). Принципы и единицы геоботанического районирования. В кн.: Геоботаническое районирование СССР. Тр. комисс. по естеств.-историч. районир. СССР, II, 2. — С о ч а в а  В. Б. (1952). Основные положения геоботанического районирования. Бот. журн., 3. — Т о р ф я н о й  ф о н д  РСФСР. (1955). Вологодская область. — Ц и н з е р л и н г  Ю. Д. (1934). География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. Тр. Геоморфолог. инст., 4. — Ц и н з е р л и н г  Ю. Д. (1938). Растительность болот. В кн.: Растительность СССР, I. — Ш е н н и к о в  А. П. (1933). Геоботанические районы Северного края и их значение в развитии производительных сил. В сб.: Материалы II конференции по изучению производительных сил Северного края, II. — Ш е н н и к о в  А. П. (1940). Принципы геоботанического районирования. (Доклад на дискуссии при БИНе АН СССР 27—28 III 1935). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), IV. — Ш е н н и к о в  А. П. (1941). Луговедение.

Ленинградский
государственный университет
им. А. А. Жданова.

---

**DIVISION OF THE VOLOGDA REGION INTO GEOBOTANICAL DISTRICTS**

**By T. G. Abramova and G. L. Kozlova**

SUMMARY

Division of the Vologda Region into geobotanical districts is based on the typological map of an average scale. The Vologda Region is situated within the limits of two subzones of the Forest Zone, the Middle Taiga subzone and the Southern Taiga Subzone. The authors distinguish 13 geobotanical districts: 7 in the Middle Taiga and 6 in the Southern Taiga. As an example, the description of the following 3 districts is cited: (I) Kharov-Vozhegoda forest district of Piceeta and Betuleta-hylocomyosa and of the spruce and birch forests subject to paludification; (2) Mologa-Souda with pine forests with bog- and-forest district of Pineta lichenosa-hylocomyosa and also of oligotrophic and eutrophic sphagnum bogs; (3) Belozersk-Griazovetz district of parvifolious forests (*Betula* spp., *Populus* spp., *Alnus incana* as dominants) with a nemoral herbaceous and hylocomiosa cover and of widespread continental meadows.

---

УДК 581.526.331.35 (282.252.1)

Г. С. Молкин и А. В. Стафеева

# О БОЛОТАХ ВЕРХНЕЗЕЙСКОЙ РАВНИНЫ

(Получено 25 IV 1962)

Предпринятые нами в 1960 г. исследования болот Верхнезейской равнины относятся главным образом к средней ее части и связаны с созданием водохранилища Зейской ГЭС. В задачу исследований входило выявление площади торфяников в пределах водохранилища и выяснение возможности их всплывания после затопления.

Верхнезейская равнина расположена между хребтами: Становым, Джугдыр, Джагды и Тукурингра, в зоне вечной мерзлоты. Климат резко континентальный. Зима суровая, средняя температура января около —31°, а абсолютный минимум —55°. Лето жаркое, средняя температура июля около 19°. Годовое количество осадков 450—550 мм. Наибольшее количество осадков (около 300 мм) выпадает в летнее время, преимущественно в виде ливней. В зимнее время выпадает всего лишь около 5% от общегодового количества осадков.

Природа Верхнезейской равнины изучена слабо. Некоторые данные имеются в работах А. П. Левицкого (1910) и Н. И. Прохорова (1911, 1912, 1913), относящихся к району Бомнака. О геологии южной части верхнего течения р. Зеи имеются некоторые сведения в работе П. Риппаса (1902).

Намеченная под обследование территория площадью около 3000 кв. км перед выездом в поле была изучена нами по крупномасштабным картам и подлинным материалам аэрофотосъемки. По картографическому материалу было установлено, что болотами занято около 900 кв. км, т. е. примерно около трети всей территории, подлежащей затоплению. Однако камеральный просмотр аэроснимков и некоторые, хотя и скудные сведения, имеющиеся в литературе, заставили усомниться в наличии здесь обширных площадей торфяников. Для проверки этого предположения подлежащая исследованию территория была разделена нами на ряд районов. Критерием для подразделения служили отличия в аэроизображениях поверхности и в геологическом строении местности. На основании этого районирования еще до выезда в поле были намечены наземные проверочные маршруты.

Всего было проложено 108 поперечных геоботанических ходов, общей протяженностью в 200 км. Исследованием были охвачены как пойма, так и пологие склоны, ложбины и другие отрицательные внепойменные элементы рельефа. Геоботанические ходы прокладывались большей частью по наиболее увлажненным участкам, где можно было встретить наиболее глубокие торфяники.

В результате полевых исследований выяснилось, что начальные наши предположения, составленные на основании анализа аэроснимков, оправдались. Действительно, около 98% площади, показанной на топографических картах как болота, оказались лишь заболоченными землями с мощностью торфа не более 25—30 см.

В процессе работы мы попытались также установить зависимость между растительным покровом и мощностью торфяной залежи. Так как наша работа носила чисто производственный характер, то мы далеко не везде имели возможность производить описания растительного покрова болот и заболоченных участков достаточно детальные, не всегда удавалось собрать в гербарий интересовавшие нас виды растений. В результате, подразделение растительного покрова исследованной нами территории мы смогли довести только до групп формаций (Шенников, 1935, 1938). Всего нами было выделено 18 групп формаций, объединенных в 9 типов растительности. Типы растительности выделены, согласно Шенникову, по жизненным формам растений-эдификаторов.



### Древесный тип

Л и с т в е н н и ч н и к и. Они занимают всего лишь около 4% всей площади заболоченных земель и болот, располагаясь на слабо увлажненных участках поймы и надпоймы. Высота древостоя в зрелых лиственничниках достигает 15—20 м; расстояние между деревьями 5—10 м. Молодые лиственничники при высоте древостоя около 2 м образуют очень густые насаждения. Лиственничники характеризуются наличием в одних случаях кустарничкового, в других — кустарничково-травяного яруса. Моховой покров образован сфагновыми мхами, развит слабо, а в некоторых случаях совершенно отсутствует (см. таблицу). Мощность торфа под лиственничниками колеблется от 0 до 25 см.

### Древесно-кустарничково-гидрофильно-моховой тип

Л и с т в е н н и ч н о - к у с т а р н и ч к о в о - с ф а г н о в ы е с о о б щ е с т в а, или редкостойные лиственничники, имеют самое широкое распространение, под ними 37% от всей площади заболоченных земель и болот. Они располагаются главным образом на пологих склонах надпоймы, в меньшей степени на слабо возвышающихся незатопляемых участках поймы. Высота лиственниц 10—20 м, расстояние между ними большей частью 15—25 м. Кустарничковый ярус хорошо развит. Проективное покрытие сфагнового покрова колеблется от 70 до 100%.

Мощность торфа в большинстве случаев (95 из 100 см) не превышает 30 см. Торф, как правило, средне или хорошо разложившийся. В остальных случаях мощность торфа колеблется от 0.4 до 1.5—2.0 м, а торфяная залежь почти целиком сложена из слабо разложившегося торфа. Торф представлен большим количеством видов, но наиболее распространены древесный переходный, сфагновые переходный и верховой и сфагновый комплексный верховой.

### Кустарниковый тип

И в н я к о в ы е с о о б щ е с т в а (ивняки). Они имеют незначительную площадь распространения (см. таблицу) и приурочены к пойме. Кусты ив достигают высоты 3—4 м. Единично встречается береза плосколистная *Betula platyphylla*. Из трав чаще всего встречается вейник, реже — осоки и некоторые другие травянистые растения. Чем гуще заросли ив, тем угнетеннее травяной покров. Ивняки развиваются преимущественно на минеральном грунте; изредка под ними залегает хорошо разложившийся торф мощностью до 25 см.

### Кустарниково-травяной тип

И в о в о - о с о к о в ы е с о о б щ е с т в а. Они имеют также незначительное (2%) распространение и встречаются только в пойме. Высота ив, произрастающих в виде одиночных кустов, колеблется от 0.5 до 1.5 м. Изредка встречаются такой же высоты кусты березы *Betula* sp. Микрорельеф кочковатый, кочки образованы осокой (вид не определен). Изредка в виде примеси встречаются вейник и некоторые представители разнотравья. Торф либо отсутствует, либо его мощность не превышает 25 см.

## Встречаемость основных видов растений на заболоченных землях и болотах Верхнезейской равнины

| Виды | Группы формаций и микрорельеф | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | лиственничники | лиственнично-кустарничково-сфагновая | ивняковая | ивово-осоковая | кустарничково-осоковая | кустарничково-осоково-пушицевая | кустарничково-пушицевая | осоковая | | вейниково-осоковая | | вейниковая | осоково-пушицевая | пушицевая | кустарничково-осоково-сфагновая | осоково-сфагновая | | вахтово-осоково-сфагновая | кустарничково-сфагновая |
| | кочковато-бугристый | | кочковатый | | | | | | ровный | кочковатый | ровный | | кочковатый | | | | ровный | | кочковато-бугристый |
| | Занимаемая площадь (в %) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 4.1 | 37.1 | 2.8 | 2.2 | 1.[illegible] | [illegible].9 | 2.7 | 12.2 | | 8.8 | 11.0 | | 3.5 | 0.6 | 2.8 | 0.4 | | | 7.9 |
| **Деревья:** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Betula platyphylla* Sukacz. | — | — | | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Betula* sp. | × | × | — | × | | | × | × | — | × | — | × | — | — | × | — | — | — | — |
| *Larix dahurica* Turcz. | +++ | + | — | — | | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × |
| **Кустарники:** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Betula fruticosa* Pall. | ×× | ×× | — | — | ×× | × | ×× | × | — | — | — | — | — | — | × | — | — | — | ××× |
| *Salix* sp. | — | — | — | — | — | | × | — | — | — | — | × | — | — | × | × | — | — | — |
| **Кустарнички:** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Andromeda polifolia* L. | — | — | — | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | × | — | — | ×× |
| *Ledum palustre* L. | ×× | ××× | — | — | + | × | ×× | × | — | — | — | — | — | — | ××× | — | — | — | ××× |
| *Lyonia calyculata* Rchb. | ××× | ×× | — | — | × | × | × | — | — | — | — | — | × | — | ××× | × | — | — | ××× |
| *Oxycoccus palustris* Pers. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | — | × |
| *Vaccinium uliginosum* L. | — | ×× | — | — | × | — | × | — | — | — | — | — | — | — | × | — | — | — | ×× |
| *V. vitis-idaea* L. | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × |
| **Травы:** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Carex appendiculata* (Trautv.) Kük. | — | — | — | — | — | — | — | ××× | — | ××× | — | — | ××× | — | — | — | — | — | — |
| *C. chordorrhiza* Ehrh. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | × | — |
| *C. globularis* L. | — | ×× | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | ××× |
| *C. lasiocarpa* Ehrh. | — | — | — | — | — | — | — | — | ××× | — | — | — | — | — | — | — | ×× | ××× | — |
| *C. limosa* L. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | ×× | +++ | — |
| *C. meyeriana* Kunth | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | ××× | +++ | — | ×× | — |
| *C. pseudo-curaica* F. Schmidt | — | — | ×× | — | — | — | — | — | ××× | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *C. rhynchophysa* C. A. M. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | — | — | — | — | — | — |
| *C. schmidtii* Meinsh. | — | — | — | — | — | — | — | ××× | — | ××× | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Carex* sp. | ×× | × | ×× | +++ | +++ | + | — | ××× | × | ××× | — | × | ××× | — | ××× | — | — | — | — |
| *C. utriculata* Boot. | — | — | — | — | — | — | — | — | ××× | — | ××× | — | ×× | — | — | — | ×× | — | — |
| *C. vesicata* Meinsh. | — | — | — | — | — | — | — | — | ××× | — | ××× | — | — | — | — | — | ×× | — | — |
| *Calamagrostis langsdorffii* Link | — | — | — | — | — | — | — | — | — | ××× | ××× | ××× | — | — | — | — | — | — | — |
| *Calamagrostis* sp. | — | — | ×× | × | × | — | — | × | × | ××× | ××× | ××× | ×× | × | — | — | — | — | — |
| *Comarum palustre* L. | — | — | — | — | — | — | — | — | × | — | — | — | — | — | — | × | × | — | — |
| *Equisetum heleocharis* Ehrh. | — | — | — | — | — | — | | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | — | — |
| *Eriophorum russeolum* Fr. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | × | — | — | — | — | × | × | — |
| *E. vaginatum* L. | — | ×× | — | — | × | +++ | +++ | × | — | × | — | — | +++ | +++ | — | — | — | — | × |
| *Iris setosa* Pall. | — | — | — | × | — | — | — | × | — | × | — | — | × | — | — | — | × | × | — |
| *Menyanthes trifoliata* L. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | ++ | — |
| *Rubus chamaemorus* L. | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × |
| *Scheuchzeria palustris* L. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | × | — |
| **Мхи:** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × |
| *Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnst. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | — |
| *Polytrichum* sp. | × | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × |

| Виды | Группы формаций и микрорельеф | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | лиственничники | лиственнично-кустарничково-сфагновая | ивняковая | ивово-осоковая | кустарничково-осоковая | кустарничково-осоково-пушицевая | кустарничково-пушицевая | осоковая | | вейниково-осоковая | | вейниковая | осоково-пушицевая | пушицевая | кустарничково-осоково-сфагновая | осоково-сфагновая | | вахтово-осоково-сфагновая | кустарничково-сфагновая |
| | кочковато-бугристый | | кочковатый | | | | | | ровный | кочковатый | ровный | | кочковатый | | | | ровный | | кочковато-бугристый |
| | Занимаемая площадь (%) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 4.1 | 37.1 | 2.8 | 2.2 | 1.1 | 1.9 | 2.7 | 12.2 | | 8.8 | 11.0 | | 3.5 | 0.6 | 2.8 | 0.4 | | | 7.9 |
| *Sphagnum angustifolium* C. Jens. | × | ××× | — | — | × | × | × | — | — | — | — | — | + | — | ×× | — | — | — | |
| *Sph. apiculatum* H. Lindb. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | — | ×× | ××× | — |
| *Sph. balticum* Russ. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | ××× | ×× | ××× | + |
| *Sph. compactum* DC. | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × |
| *Sph. contortum* Schultz | — | — | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | — | × | — |
| *Sph. dusenii* C. Jens. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | ×× | ××× | — |
| *Sph. fimbriatum* Wils. | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Sph. fuscum* (Schimp.) Klinggr. | × | ××× | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × |
| *Sph. imbricatum* Russ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Sph. lenense* H. Lindb. | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Sph. magellanicum* Brid. | ×× | ××× | — | — | × | — | × | — | — | — | — | — | × | — | ×× | — | — | — | + |
| *Sph. obtusum* Warnst. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | — |
| *Sph. rubellum* Wils. | — | × | — | — | — | — | — | — | | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Sph. squarrosum* Crome | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | — | × | — | — | — | — |
| *Sphagnum* sp. | ×× | ×× | — | — | × | × | | — | × | — | — | × | — | × | ××× | — | ×× | — | ×× |
| *Sph. subsecundum* Nees | — | — | — | × | × | — | — | — | — | — | — | ×× | — | — | × | ×× | — | ××× | — |
| *Sph. warnstorfii* Russ. | × | ×× | — | — | × | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × | — | — | — | + |
| *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | × |

Примечание. + — виды, постоянно встречающиеся; × — виды, встречающиеся не во всех фитоценозах той или иной группы формаций (количество значков указывает на степень их обилия).

И в о в о - п у ш и ц е в о - о с о к о в ы е  с о о б щ е с т в а. От предыдущих сообществ они отличаются в основном только присутствием пушицы *Eriophorum vaginatum*.

### Кустарничково-травяной тип

К у с т а р н и ч к о в о - о с о к о в ы е  с о о б щ е с т в а очень редки. Кустарнички в одних случаях представлены только багульником, в других же совместно с ним произрастают, но, как правило, в меньшем количестве, березка кустарная *Betula fruticosa*, кассандра *Lyonia calyculata*, голубика *Vaccinium uliginosum*, подбел *Andromeda polifolia*. Осоки во всех случаях кочкообразующие. Мощность торфа не превышает 25 см.

К у с т а р н и ч к о в о - о с о к о в о - п у ш и ц е в ы е  с о о б щ е с т в а также редки и отличаются от предыдущих главным образом наличием пушицы влагалищной. Мощность торфа также не превышает 25 см.

К у с т а р н и ч к о в о - п у ш и ц е в ы е  с о о б щ е с т в а. Они имеют несколько большее распространение. Осоки отсутствуют; в остальном они мало чем отличаются от предыдущих сообществ.

### Травяной тип

О с о ч н и к и. На их долю приходится около 12% всей площади заболоченных земель и болот. Они приурочены главным образом к пойменным участкам, реже они встречаются на пологих склонах надпоймы. Преобладают кочкарные осочники. Торф под ними или отсутствует вовсе, или его мощность не превышает 30 см; лишь единично встречаются участки с мощностью торфа до 0.75 м. Торф во всех случаях хорошо разложившийся.

Осочники с ровной поверхностью, в отличие от кочкарных, встречаются в виде небольших участков. Среди них можно выделить осочники с господством *Carex vesicata*, *C. pseudo-curaica*, *C. lasiocarpa*, *C. utriculata*.[1] Мощность торфа под этими осочниками колеблется от 0.20 до 0.75 м, но иногда он совершенно отсутствует. Площадь участков с мощностью торфа более 0.30 м очень мала. Верхний слой залежи на этих участках представлен осоковым, изредка осоково-сфагновым, нижний — пушицево-осоковым, пушицевым или сфагново-пушицевым торфом низинного типа. Торф — от слабо разложившегося до хорошо разложившегося.

В е й н и к о в о - о с о к о в ы е  с о о б щ е с т в а также встречаются на пойменных участках, реже — по пологим склонам или ложбинам стока надпоймы. Они занимают около 9% площади. Наиболее распространены сообщества с кочковатым микрорельефом, которые отличаются от осочников кочкарных главным образом наличием значительного количества вейника (см. таблицу). В вейниково-осоковых сообществах с ровным микрорельефом из осок чаще всего доминирует *C. utriculata*, реже — *C. vesicata*.

[1] Приносим искреннюю благодарность за определение гербария Т. В. Егоровой и С. Ю. Липшицу (БИН АН СССР).

Под вейниково-осоковыми сообществами торф или отсутствует вовсе, или не превышает 0.30 м, лишь в единичных случаях его мощность достигает 0.50 м. Торф хорошо разложившийся.

В е й н и к о в ы е  с о о б щ е с т в а  также в основном встречаются на пойменных участках. Они занимают около 11% площади. Местами вейник образует чистые заросли. Чаще всего к нему примешивается разнотравье; кое-где встречаются единичные кочки осок, кустики голубики; на наиболее увлажненных участках присутствует пушица *Eriophorum russeolum*. Мощность торфа не превышает 25—30 см, торф хорошо разложившийся.

О с о к о в о - п у ш и ц е в ы е  с о о б щ е с т в а. Они встречаются как в пойме, так и на надпойменных участках, занимая около 3—4% всей площади заболоченных земель и болот. Микрорельеф кочковатый; кочки образованы пушицей влагалищной и осоками. Из некочкарных осок местами встречаются осоки *Carex utriculata* и *C. rhynchophysa*. Мощность торфа не превышает 25—35 см; торф большей частью хорошо разложившийся и представлен тремя видами: осоковым низинным, сфагново-пушицевым переходным и древесно-пушицевым переходным.

П у ш и ц е в ы е  с о о б щ е с т в а  встречаются очень редко и небольшими участками. Торф под ними также хорошо разложившийся и маломощный — не более 25 см.

В а х т о в о - о с о к о в ы е  с о о б щ е с т в а  приурочены к берегам небольших озер, к узким межозерным полосам стока, к углублениям старых озер, превратившихся к настоящему времени в болота. Размеры отдельных участков не превышают 1—2 га; общая площадь распространения менее 0.1%. Чаще всего встречаются сообщества с доминированием осоки *C. lasiocarpa*, реже — осоки топяной *C. limosa* или осоки мешечковой *C. utriculata*.

Мощность торфяной залежи колеблется в пределах от 0.5 до 1.75 м; степень разложения 15—35%. Верхние слои залежи представлены осоковым, осоково-гипновым, пушицево-осоковым низинным и осоково-сфагновым переходным видами торфа; в средних и нижних слоях, кроме упомянутых трех первых видов торфа, встречаются сфагново-осоковый, осоково-сфагновый, пушицевый и вахтово-осоковый низинные виды торфа.

### Кустарничково-травяно-гидрофильно-моховой тип

К у с т а р н и ч к о в о - о с о к о в о - с ф а г н о в ы е  с о о б щ е с т в а  встречаются главным образом в надпойме, занимая около 3% исследованной территории. Микрорельеф кочковатый. Среди кустарничков преобладает багульник или кассандра. Из осок господствует осока Мейера *C. meyeriana*. Проективное покрытие сфагнов 50—70%.

Торф отсутствует или мощность торфяного слоя не превышает 25—35 см. Торф или низинный, или переходный: из низинных был встречен один вид — осоковый; из переходных три вида — древесно-осоковый, сфагново-осоковый и сфагновый.

### Травяно-гидрофильно-моховой тип

Размеры отдельных участков, занятых этим типом растительности, очень незначительные — от 0.1 до 10.0 га. Общая площадь распространения около 0.4% от всей площади заболоченных земель и болот. Этот тип растительности приурочен к местам с сильным увлажнением, обусловленным слабым стоком воды: берегам озер, полосам стока между озерами и иным понижениям рельефа, и представлен осоково-сфагновыми и вахтово-осоково-сфагновыми сообществами.

О с о к о в о - с ф а г н о в ы е  с о о б щ е с т в а. Из осок чаще всего господствует осока Мейера или осока топяная, реже — осока волосистоплодная, мешечковая или пузыреватая. Другие травянистые растения



встречаются изредка, при этом большей частью единично. Там, где господствует осока Мейера, микрорельеф кочковатый, проективное покрытие сфагнового покрова 70—90%. Участки с господством остальных осок имеют ровную поверхность; моховой покров сплошной и во всех случаях представлен мочажинными сфагнами.

Мощность торфа под осоково-сфагновыми сообществами в основном более 0.30 м, достигая местами 1.0—1.6 м. Торф большей частью слабо разложившийся. Верхние слои залежи в одних случаях сложены низинными видами торфа: осоковым, осоково-пушицевым, сфагново-осоковым и сфагновым; в других — переходными: пушицево-сфагновым и сфагновым.

В а х т о в о - о с о к о в о - с ф а г н о в ы е  с о о б щ е с т в а. Постоянным компонентом является вахта *Menyanthes trifoliata*. Из осок чаще всего доминирует осока топяная, реже — осока Мейера или осока волосистоплодная. Там, где господствует осока Мейера, микрорельеф кочковатый, а проективное покрытие сфагнов около 70%, в остальных сообществах проективное покрытие сфагнов равно 80—100%. Мощность торфа большей частью от 0.4 до 1.5 м; торф, как правило, слабо разложившийся. Верхние слои залежи представлены вахтово-осоковым низинным, осоково-сфагновым низинным и переходным и сфагновым переходным видами торфа.

### Кустарничково-гидрофильно-моховой тип

К у с т а р н и ч к о в о - с ф а г н о в ы е  с о о б щ е с т в а. Они встречаются как на пологих склонах и ложбинах надпоймы, так и в пойме. На их долю приходится около 8% всей площади заболоченных земель и болот. Местами встречаются единичные лиственницы. Кустарничковый ярус хорошо развит; лишь иногда, там, где произрастает в большом количестве осока шаровидная *C. globularis*, кустарничковый ярус разрежен.

Мощность торфа обычно не превышает 0.30 м. В некоторых случаях он совершенно отсутствует. Торф представлен переходными видами: древесно-сфагновым, пушицевым, пушицево-сфагновым и сфагновым; изредка встречается фускум-торф.

### Выводы

1. В пределах исследованной нами территории на долю заболоченных земель (с мощностью торфа до 30 см) приходится около 30%, а на долю торфяников около 0.7% всей площади. С некоторой погрешностью можно считать, что процентное соотношение между незаболоченными и заболоченными землями и торфяниками в пределах всей Верхнезейской равнины примерно такое же, как и на исследованной нами территории.

2. Наибольшее распространение имеют древесно-кустарничково-гидрофильно-моховой и травяной типы растительности. На долю каждого из этих типов приходится примерно по 37% всей площади заболоченных земель и болот. 1-й встречается главным образом на пологих склонах надпоймы, 2-й — в пределах поймы.

3. Участки, занятые сообществами кустарниково-травяного, кустарничково-травяного, травяного и кустарничково-травяно-гидрофильно-мохового типов растительности, как правило, имеют кочковатый микрорельеф. Ими занято около 47% всей площади заболоченных земель и болот. Кочки образованы либо осоками, либо пушицей влагалищной.

4. Не всегда бывает возможно только по одному растительному покрову судить о толщине торфяного слоя, в частности определить участки с мощностью торфа более 30 см; исключением в этом случае до некоторой степени являются вахтово-осоковые, осоково-сфагновые и вахтово-осоково-сфагновые сообщества, но и в них мощность торфяной залежи очень колеблется.

ЛИТЕРАТУРА

Левицкий А. П. (1910). Верхне-Зейская экспедиция. Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и Туркестане в 1909 г. — Прохоров Н. И. (1911). Амурско-Гилюйский район Амурской области. Предварительный отчет об организации и исполнении работ по исследованию почв Азиатской России в 1910 г. — Прохоров Н. И. (1912). Северная часть Амурской области. Предварительный отчет об организации и исполнении работ по исследованию почв Азиатской России в 1911 г. — Прохоров Н. И. (1913). Материалы метеорологических станций по изучению климата, почв, растительности Амурской обл. 1909—1910 гг. Тр. Амурск. экспедиции, XIV. — Риппас П. (1902). Геологические исследования в южной части бассейна верхнего течения р. Зеи в 1902 г. — Шенников А. П. (1935). Принципы ботанической классификации лугов. Сов. бот., 5. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В сб.: Растительность СССР, I.

Ленинградское отделение
института Гидропроект.

---

## ON THE BOGS OF THE UPPER ZEYA PLAIN

### By G. S. Molkin and A. V. Stafeyeva

A through description of the bog-vegetation of the investigated region is given. The distribution of different types of bog-vegetation was established. The authors arrived at a conclusion that the reserve of peat in peat deposits not always can by inferred from the vegetational cover.

---



# МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 639.34 : 581.17+582.26

Э. П. Заар и Л. К. Лозина-Лозинский

## МНОГОЛУНОЧНЫЕ МИКРОАКВАРИУМЫ ДЛЯ ЦИТОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И АЛЬГОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

С 1 рисунком

Органическое стекло, как материал, из которого легко можно изготовить простые лабораторные приборы с точно заданными размерами, находит все большее применение при проведении альгологических, цитофизиологических и других исследований.

В. Е. Семененко и М. Г. Владимирова (1961) применили органическое стекло для изготовления пробирок, в которых культура одноклеточной водоросли хлореллы была отправлена в космос. Э. П. Заар и Л. К. Лозина-Лозинский (1961, 1963) описали несколько простых приборов для цитофизиологических и протистологических исследований, основанных на использовании органического стекла. Э. Я. Граевский и Е. Г. Зиновьева (1959) для культивирования инфузорий на среде Лозина-Лозинского (1929) использовали органическое стекло, в котором были просверлены небольшие углубления, служившие в качестве лунок микроаквариумов. Ни один из перечисленных выше авторов не отметил какого-либо вредного влияния органического стекла на рост и размножение организмов.

Таким образом, органическое стекло может служить хорошим материалом для изготовления различных простых лабораторных приборов, служащих для изучения ряда живых объектов.

До сих пор для проведения альгологических и цитофизиологических экспериментов используются микроаквариумы (солонки), изготовляемые из зеркального стекла, имеющие отшлифованное углубление — лунку, в которую наливается среда. Работа с клональными культурами водорослей и простейших требует большого числа однолуночных микроаквариумов. Для облегчения работы с массовыми одиночными культурами водорослей и простейших нами были изготовлены многолуночные микроаквариумы. В этом случае исследователь получает некоторые преимущества. Так, резко сокращается количество микроаквариумов, необходимых для опыта, при уменьшении площади, необходимой для микроаквариумов. Особенно удобным является многолуночный аквариум при изучении действия различных участков спектра лучистой энергии, позволяющий одновременно освещать или облучать большое число одиночных линий одноклеточных организмов.

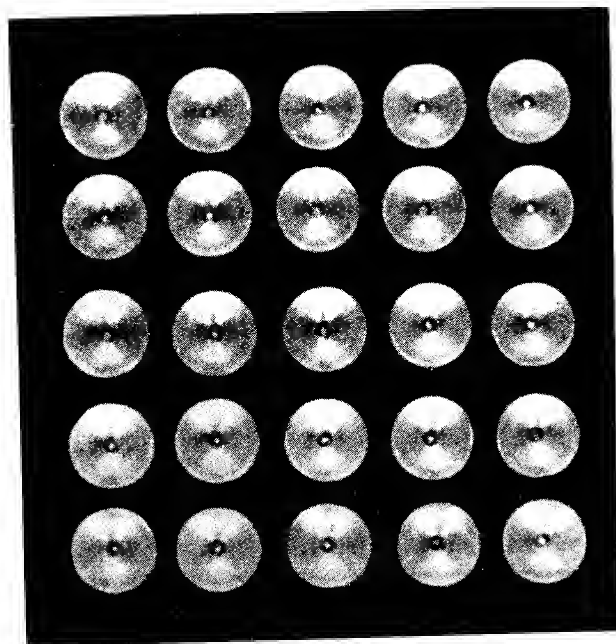
Размер предлагаемых нами многолуночных микроаквариумов 80×80 мм, количество лунок 16—25. Микроаквариум такого размера удобно установить на столике микроскопа или бинокулярной лупы. Изготовление микроаквариума больше 80 мм в длину не рекомендуется из-за неудобств в работе.

Возможны три способа изготовления многолуночных микроаквариумов.

1. Изготовление из двух деталей — основы и дна. В основе микроаквариума, изготовленного из листового органического стекла размером 80×80 мм, просверливаются отверстия так, чтобы в основании многолуночного микроаквариума получился усеченный конус со следующими двумя основаниями: диаметр меньшего основания 5—7 мм и большего 13—15 мм. В основе микроаквариума при толщине его 4—6 мм возможно разместить 25 лунок. Органическое стекло можно полировать с помощью дихлорэтана. Края лунок многолуночного микроаквариума подвергаются обдирке мелкой шкуркой, а затем несколько раз с помощью кисточки наносится дихлорэтан. Последний, растворяя органическое стекло, затягивает появившиеся в результате сверления органического стекла незначительные трещины и царапины. Края лунки приобретают вид полированной поверхности. Дно такого микроаквариума выпиливается из 1—2 мм листового органического стекла. Основа и дно многолуночного микроаквариума для склеивания смачивают дихлорэтаном, после чего обе детали совмещают и высушивают в термостате при температуре 50—60°.

К недостаткам такой конструкции микроаквариумов можно отнести то, что при неплотном склеивании в средней части многолуночного микроаквариума возникают небольшие зазоры между плоским дном и основой. Последние приходится устранять путем растворения с помощью дихлорэтана нижней части основы в каждой из лунок микроаквариума.

2. В куске органического стекла размером 80 80 мм при толщине 6—8 мм высверливаются специальным инструментом лунки. В качестве специального инструмента был выбран зенкер, который затачивался таким образом, чтобы получалась сферическая поверхность, которая позволила высверливать в органическом стекле лунки диаметром 13—14 мм, глубиной не более 4.2 мм. В дальнейшем каждая лунка подвергается обработке: зачищается мелкими порошками (песком, мелом, пастами и пр.) и полируется. Последняя операция сводится к наведению глянца в каждой лунке



Многолуночный микроаквариум.

с помощью тряпочных дисков, в некоторых случаях возможна полировка горячим воздухом, но она не дает идеально полированной поверхности.

3. Изготовление с помощью специальных пресс-форм. Последний способ — дорогостоящий, но окупается при массовом изготовлении микроаквариумов.

В лунку многолуночного микроаквариума можно поместить до 8—10 капель среды, что достаточно для роста одноклеточных или мелких многоклеточных организмов.

Целесообразно применить капилляр или микропипетку Голлербаха (Голлербах и Полянский, 1951) для отлова водорослей и других организмов. Один конец капилляра изогнут под углом 30 . Капилляр с изогнутым концом дает возможность легко отлавливать микроорганизмы в любой части лунки микроаквариума.

Изготовленные микроаквариумы были опробованы в работе и показали, что они дают значительное преимущество перед однолуночным микроаквариумом. Во-первых, 10 многолуночных микроаквариумов заменяют 250 однолуночных стеклянных дорогостоящих микроаквариумов и при этом требуется в 12 раз меньше места, во-вторых, сокращается время, необходимое для пересадки объектов.

Микроаквариумы из органического стекла можно дезинфицировать спиртом, ультрафиолетом и подвергнуть пастеризации, что расширяет возможность их применения.

Выражаем глубокую благодарность А. Н. Дмитриеву за оказанную помощь в данной работе.

Литература

Голлербах М. М. и В. И. Полянский. (1951). Пресноводные водоросли и их изучение. — Граевский Э. Я. и Е. Г. Зиновьева. (1959). Действие малых доз ионизирующей радиации на выживаемость и темп инфузорий. Тр. инст. морфологии животных им. А. Н. Северцева: 160—173. — Заар Э. И.



и Л. К. Лозина-Лозинский. (1961). Применение органического стекла для цитофизиологических исследований. Цитология, III, 3 : 359—361. — Заар Э. И. и Л. К. Лозина-Лозинский. (1963). Применение органического стекла для цитофизиологических и протистологических исследований. Цитология, V, 1 : 114—117. — Лозина-Лозинский Л. К. (1929). К физиологии питания инфузорий. Изв. н.-и. инст. им. Лесгафта, 15, 1—2 : 91—138. — Семененко В. Е. и М. Г. Владимирова. (1961). Влияние условий космического полета на кораблеспутнике на сохранение жизнеспособности культуры хлореллы. Физиология раст., 8, 6 : 743—749.

Институт цитологии
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 V 1962).

---

# КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.132 : 582.542

Л. Х. Наабер

## О ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА У ВИДОВ *AEGILOPS* L.

С 1 рисунком

Чем бо́льших успехов достигает в своем развитии физиология растений, тем в большей степени намечается стремление исследователей использовать ее для характеристики ботанико-экологических особенностей биологических единиц (видов, экотипов, жизненных форм и т. д.), составляющих растительный мир.

Но для такой характеристики большое значение имеет константность физиологического признака; кроме того, выбранный признак должен играть существенную роль в жизни растительного организма. Последнему требованию вполне отвечает фотосинтез — основной процесс, «от которого в конечной инстанции зависят все проявления жизни» (Тимирязев, 1879). Уже В. М. Катунский (1941) пришел к заключению о существовании у растений видовых различий в интенсивности фотосинтеза. Работами исследователей более позднего периода (Бриллиант, 1949; Ничипорович, 1955) этот вывод был подтвержден. В дальнейшем О. В. Заленским (1954, 1959) было развито представление о том, что максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза листа является лучшим показателем для характеристики видовых особенностей растений. Этот показатель в значительной степени константен у данного вида (Заленский и др., 1958). В связи с этим естественно предположить возможность определенной корреляции между потенциальной интенсивностью фотосинтеза и другими присущими виду свойствами. Наличие таких связей представляет практический интерес с точки зрения поисков признаков того или иного хозяйственно важного свойства у отдельных сортов и видов растений. Кроме этого, знание коррелятивных связей интенсивности фотосинтеза с другими свойствами данного вида необходимо для понимания тех внутренних механизмов, которые определяют присущую виду интенсивность фотосинтеза.

В предыдущей нашей работе (Наабер и Захарьянц, 1961) мы уже затронули эти вопросы. Настоящая статья является результатом проводившихся в этом направлении дальнейших исследований. Но условия эксперимента были более строгими, так как все определения проводились на родственных видах одного и того же (рекомендованного нам Ю. С. Григорьевым) рода *Aegilops* L., отличающихся друг от друга по скороспелости.

Потенциальная интенсивность фотосинтеза была прослежена у них в разные фазы развития при различных сроках посева. Это позволило нам затронуть такие вопросы, как желательный срок определения энергии фотосинтеза с целью найти его максимальную потенциальную интенсивность, факторы, определяющие потенциальную интенсивность фотосинтеза, и некоторые другие.

Кроме того, мы исследовали у наших объектов температурную зависимость фотосинтеза, так как положение температурного оптимума рядом авторов также рассматривается как важный, наследственно обусловленный признак вида (Заленский, 1949; Филиппова, 1959; Заленский и др., 1961).

На полевом участке лаборатории экологии растений Института ботаники АН УзССР, под Ташкентом, 24 февраля в 1961 г. и 14 февраля в 1962 г. были высеяны в грунт семена подопытных растений. Участок в течение вегетации не удобрялся и не поливался, а уход заключался лишь в удалении сорняков с опытных делянок. За ростом и развитием растений велись наблюдения, на основании которых был составлен фенологический спектр, позволяющий судить об особенностях развития каждого вида. Не останавливаясь специально на нем, заметим, что всходы появились у всех видов одновременно, в 1961 г. — в третьей декаде, а в 1962 г. — в первой декаде марта. Вегетация закончилась у более скороспелых видов в первой декаде, а у более позднеспелых в третьей декаде июня.

Пробы для анализа отбирались нами в 10 часов утра. В опыт поступали те листья, которые являлись «рабочими» в данную фазу развития, т. е. в фазу кущения это были листья с прикорневой розетки, в фазе выхода в трубку — первые листья на стебле и т. д.



Определение потенциальной величины фотосинтеза проводилось методом Варбурга при температуре 30° и насыщающей концентрации $CO_2$ около 1.5%, которая обеспечивалась карбонатно-бикарбонатным буфером № 9 полумолярной концентрации. Освещение — около 30 тыс. лк. Регистрация фотосинтеза начиналась только после того, как было достигнуто насыщение углекислотой воздушной фазы сосудика, на что требовалось около 90 минут; экспозиция составляла 60 минут, отсчеты показаний манометров проводились через каждые 15 минут. Площадь листа в опыте подбиралась в специальных методических опытах и равнялась 0.3—2.0 $см^2$. Интенсивность фотосинтеза рассчитана в мг $CO_2$ на $дм^2$/час. В таблицах приводятся средние данные из 8—16 определений. В табл. 1 сведены результаты наших определений потенциальной величины фотосинтеза в фазу цветения объектов.

ТАБЛИЦА 1

Потенциальная интенсивность фотосинтеза у эгилопсов (в мг $CO_2$ на $дм^2$/час)

| Вид | Средняя интенсивность фотосинтеза | Отклонение от среднего арифметического | Ошибка среднего арифметического |
|---|---|---|---|
| *Aegilops charonensis* | 41 | ±1 | 1.0 |
| *Ae. crassa* | 37 | ±3 | 3.5 |
| *Ae. ovata* | 36 | ±1 | 0.7 |
| *Ae. ventricosa* | 35 | ±1 | 0.8 |
| *Ae. cylindrica* | 33 | ±1 | 0.2 |
| *Ae. squarrosa* | 32 | ±2 | 1.5 |
| *Ae. biuncialis* | 32 | ±2 | 1.7 |
| *Ae. speltoides* | 30 | ±2 | 1.2 |

Как видно из данных таблицы, величина потенциальной интенсивности фотосинтеза колеблется в пределах от 30 до 41 мг $CO_2$ на $дм^2$/час, т. е. различия между видами невелики, однако разница подчас находится за пределами разброса параллельных проб.

При посеве в осенне-зимний период изученные нами виды созревают в такой последовательности (опыты Ю. С. Григорьева, 1961—1962 г.):

1. *Aegilops squarrosa* L.
2. *Ae. crassa* Boiss.
3. *Ae. cylindrica* Host
4. *Ae. ventricosa* Tausch
5. *Ae. biuncialis* Vis.
6. *Ae. ovata* L.
7. *Ae. sharonensis* Eig
8. *Ae. speltoides* Tausch

Данные наших двухлетних наблюдений эгилопсов в условиях ташкентского оазиса при посеве в середине или конце февраля заставляют расположить эти виды в несколько иной ряд, а именно:

1. *Ae. crassa* Boiss.
2. *Ae. squarrosa* L.
3. *Ae. ovata* L.
4. *Ae. ventricosa* Tausch
5. *Ae. cylindrica* Host
6. *Ae. charonensis* Eig
7. *Ae. speltoides* Tausch
8. *Ae. biuncialis* Vis.

Таким образом, если первые два вида в действительности оказались скороспелыми, то *Ae. biuncialis* в наших условиях был явно позднеспелым, а *Ae. ovata*, наоборот, скороспелым.

Сопоставляя потенциальную величину фотосинтеза со скороспелостью, мы находим, что *Ae. crassa* и *Ae. ovata* — наиболее скороспелые виды — одновременно отличаются и более высоким фотосинтезом (37 и 36 мг $CO_2$ соответственно). *Ae. biuncialis* и *Ae. speltoides* — наиболее позднеспелые и имеют пониженный фотосинтез (32 и 30 мг $CO_2$). Но вместе с тем *Ae. charonensis*, который по скороспелости стоит на пятом месте, по интенсивности фотосинтеза занимает первое место — 41 мг $CO_2$. Следовательно, корреляция между скороспелостью и величиной фотосинтеза лишь относительная.

Однако следует подчеркнуть, что выявление наличия этой корреляции затруднено тем, что само понятие скороспелости недостаточно ясно — скороспелость зависит от условий среды, сроков сева и т. д.

Для выявления того, не изменяется ли соотношение между скороспелостью и фотосинтезом в другие фазы развития растения, нами были проведены определения потенциальной интенсивности фотосинтеза в онтогенезе. Полученные данные приведены в табл. 2.

Как видно из табл. 2, большая величина фотосинтеза наблюдается в фазе цветения, хотя у некоторых видов (*Ae. crassa*, *Ae. biuncialis*, *Ae. speltoides*) величины, очень близкие к максимальной интенсивности, отмечаются уже в фазе колошения. У *Ae. charonensis* и у *Ae. squarrosa* потенциальные величины фотосинтеза в фазе колошения и в фазе цветения резко различаются: у первого — 25 и 41 мг $CO_2$ на $дм^2$/час соответственно, у второго — 25 и 32 мг $CO_2$ на $дм^2$/час. После цветения, как обычно, работоспособность листьев снижается. Если учесть существующее в литературе мнение о том, что чем скороспелее растение, тем на более ранние фазы развития падает максимум проявления его жизнедеятельности, то наиболее скороспелым будет *Ae. crassa*, имеющий высокий фотосинтез, — 32 мг $CO_2$ на $дм^2$/час уже в фазу кущения и 34 и 37 мг $CO_2$ на $дм^2$/час в фазу колошения и цветения соответственно. По этим же причинам *Ae. charonensis* должен быть причислен к позднеспелым видам *Aegilops*. Однако у других изученных нами видов такой закономерности не наблюдается. По-

видимому, характер вегетационных изменений фотосинтеза имеет гораздо более сложные связи с темпом развития растения, чем предполагает приведенное выше представление. Что же касается интенсивности фотосинтеза и ее связи со скороспелостью, то из данных табл. 2 видно, что на всех фазах развития растений эта связь проявляется так же слабо, как и во время цветения растений.

До сих пор еще недостаточно исследовано, от чего зависит потенциальная интенсивность фотосинтеза, т. е. интенсивность, не лимитируемая внешними факторами. Известно, что на ней заметно последействие температуры и ряда других внешних условий (Самыгин, 1955; Еснпова, 1959, и др.). Чтобы проследить, насколько глубоко это влияние, мы провели на опытном участке Ю. С. Григорьева (Ташкент) определения фотосинтеза у видов рода *Aegilops* в один день у растений разного времени высева и находящихся поэтому в день опыта на разных фазах развития. На рисунке нами показаны потенциальные величины фотосинтеза у видов *Aegilops* в разные фазы развития, полученные у растений одного срока посева (24 февраля) в разное время, по мере прохождения ими последовательных фаз развития, а также у растений разного времени высева на всех фазах в одну календарную дату. Из рисунка можно видеть, что ход кривых фотосинтеза, полученный в обоих случаях, очень близок, но абсолютные величины интенсивности не всегда совпадают. Эти данные говорят о решающей роли возрастного состояния растения в изменениях потенциальной интенсивности фотосинтеза.

ТАБЛИЦА 2

Потенциальная интенсивность фотосинтеза у эгилопсов в разные фазы развития (в мг $CO_2$ на дм²/час). Посев 24 февраля

| Вид | Фазы развития: кущение | колошение | цветение | плодоношение |
|---|---|---|---|---|
| *Aegilops charonensis* | 20 | 25 | 41 | —[1] |
| *Ae. crassa* | 32 | 34 | 37 | 27 |
| *Ae. ovata* | 27 | 36 | 36 | 22 |
| *Ae. ventricosa* | 26 | 32 | 35 | 28 |
| *Ae. cylindrica* | 23 | — | 33 | — |
| *Ae. squarrosa* | 23 | 25 | 32 | 30 |
| *Ae. biuncialis* | 24 | 32 | 32 | —[1] |
| *Ae. speltoides* | 23 | 28 | 30 | 27 |

Еще Блэкманом было установлено, что процесс фотосинтеза включает в себя, кроме собственно фотохимической реакции, также ферментативный процесс, на который температура должна оказывать несомненное влияние; наши дальнейшие опыты были направлены на выяснение влияния температуры на фотосинтез разных видов *Aegilops*. Определения фотосинтеза проводились в фазе цветения в пределах температуры в аппарате Варбурга от 5 до 45°. Остальные условия были те же, что и в предыдущих опытах, т. е. насыщающая концентрация $CO_2$ 0.5 м и интенсивность освещения около 30 тыс. лк. Данные (средние также из 8—16 определений) сведены в табл. 3.

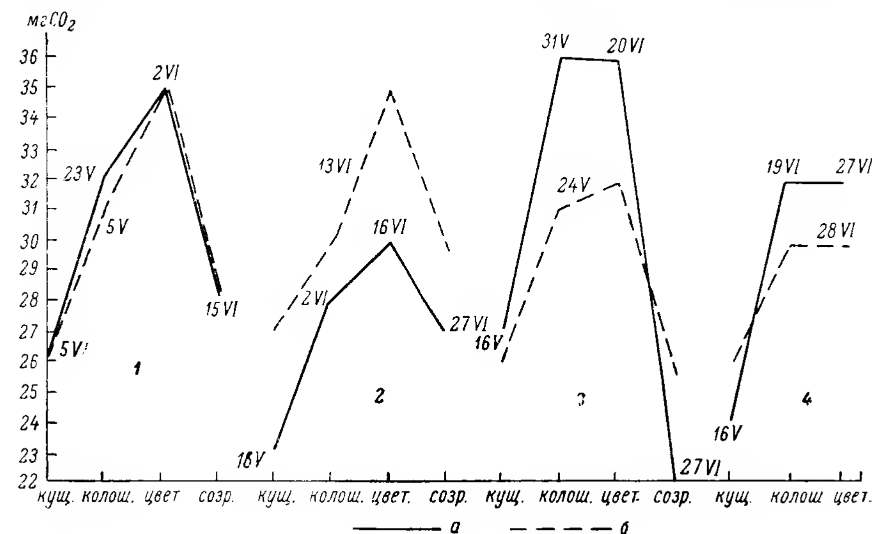
ТАБЛИЦА 3

Температурные кривые фотосинтеза у некоторых видов эгилопса (в мг $CO_2$ на дм²/час)

| Вид | Интенсивность фотосинтеза при температуре (в °C): 5 | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | 35 | 40 | 45 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Aegilops crassa* | 7 | 23 | 28 | 31 | 32 | 33 | 32 | 20 | —[2] |
| *Ae. squarrosa* | 12 | 24 | 28 | 34 | 32 | 30 | 27 | 10 | — |
| *Ae. ovata* | 12 | 23 | 29 | 32 | 33 | 34 | 30 | 14 | — |
| *Ae. charonensis* | 12 | 21 | 23 | 30 | 35 | 28 | 22 | 18 | 6 |
| *Ae. ventricosa* | 12 | 18 | 23 | 30 | 34 | 31 | 25 | 13 | — |
| *Ae. speltoides* | 7 | 16 | 25 | 29 | 34 | 28 | 17 | 11 | 5 |
| *Ae. cylindrica* | 9 | 16 | 25 | 28 | 33 | 27 | 22 | 14 | 11 |
| *Ae. biuncialis* | 9 | 14 | 22 | 28 | 33 | 35 | 26 | 16 | 6 |

Из таблицы видно, что наиболее благоприятны для ассимиляционной деятельности листа у большинства видов температуры в интервале от 20 до 30°. При более высоких и более низких температурах почти все виды *Aegilops* замедляют фотосинтез. Температуры 5°, также, как и 40°, не являются для видов *Aegilops* предельными, — растения продолжают фотосинтез. Даже при 45° листья фотосинтезируют, правда слабо. Анализ табл. 3 показывает, что среди изученных нами видов нет резких отличий в их отношении к температуре. Нижние границы зоны оптимума сильнее сдвинуты в область низкой температуры у более скороспелых видов: *Ae. crassa*, *Ae. squarrosa* и *Ae. ovata*. Так, например, при 15° у этих видов интенсивность фотосинтеза составляет 28—29 мг $CO_2$ на дм² час, а у остальных видов, с более длительным периодом вегетации, 22—25 мг $CO_2$ дм² час. При 10° интенсивность фотосинтеза у скороспелых видов не падает ниже 23—24 мг $CO_2$ дм² час, тогда как у наиболее позднеспелых видов *Ae. speltoides*, *Ae. cylindrica* и *Ae. biuncialis* она снижается до 14—16 мг $CO_2$ дм² час; среднеспелые виды *Ae. charonensis* и *Ae. ventricosa* занимают промежуточное положение и величина интенсивности фотосинтеза колеблется у них в пределах 18—21 мг $CO_2$ дм² час.

Температурный коэффициент при температурах ниже оптимума достигает 2—3, по мере приближения к зоне оптимума его величина близка к единице. В зоне температур, подавляющих фотосинтез, температурный коэффициент фотосинтеза падает до 0.2—0.5.[1]




Изменение потенциальной величины интенсивности фотосинтеза по фазам развития у видов *Aegilops*.

1 — *Ae. ventricosa*; 2 — *Ae. speltoides*; 3 — *Ae. ovata*; 4 — *Ae. biuncialis*. а — определение в течение вегетации; б — определение в один день.

По положению зоны оптимума у изученных видов *Aegilops* нет резких различий и судить об отношении их к высоким температурам можно по нисходящей части кривой ассимиляции. Именно это дало возможность Г. Люндегорду (1937) дифференцировать растения, имеющие почти совпадающую точку оптимума, на более выносливые и менее выносливые по отношению к высоким температурам.

Из табл. 3 видно, что падение температурной кривой фотосинтеза после оптимума идет плавно и составляет в процентах от максимальных величин у скороспелых видов 88—94%, а у остальных — 74—82%. Температура 35° снижает ассимиляционную деятельность растения у скороспелых видов *Aegilops* лишь на 7—20%, а у остальных — от 26 до 50%.

Наиболее плавный ход имеет температурная кривая у *Ae. cylindrica*, который даже при 45° сохраняет способность синтезировать до 11 мг $CO_2$ на дм²/час. Резкий перелом кривой при 40° у *Ae. squarrosa*, возможно, объясняется тем, что у него и точки оптимума лежат ниже, чем у других видов (20°), этот вид не приспособился в процессе своего развития к чрезмерно высоким температурам.

Показателем принадлежности растений к той или иной экологической группе может служить положение температурной зоны оптимума. Особенность фотосинтеза пустынных кустарников и полукустарников, способных фотосинтезировать в зоне высоких температур, отмечена в работе С. Фазыловой (1962), — верхние границы зоны оптимума доходили до 40—45°, т. е. до таких температур, при которых растения умеренной зоны уже практически не фотосинтезируют.

Разница в положении точек оптимума обнаруживается и среди эфемеров пустыни. Так, зимневегетирующий эфемер *Poa bulbosa* L. интенсивнее фотосинтезирует при 20°, а поздний эфемер *Delphinium camptocarpum* Fisch. et. Mey., вегетация которого нередко затягивается до конца мая, интенсивно фотосинтезирует при температуре 25—35° (Наабер, 1961).

[1] Определения не производились при отсутствии зеленых листьев.
[2] Прочерк (тире) означает, что определения не производились.

[1] Фактор продолжительности времени действия температуры нами не учитывается. Наши данные относятся к первому часу фотосинтеза.

Таким образом, характеризуя зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры у ряда видов *Aegilops*, можно сказать, что эти растения обладают стойким ассимиляционным аппаратом и способны переносить без заметных повреждений широкий перепад температур.

В заключение рассмотрим, насколько можно оперировать потенциальной интенсивностью фотосинтеза, характеризуя таксономическую принадлежность растений. П. М. Жуковский (1927—1928) в своем разборе рода *Aegilops*, помимо чисто морфологических признаков, исходил и из учета географического распространения вида. Он отмечает, что род *Aegilops* очень мало изучен. Эгилопсы не являются растениями высокогорий или настоящих пустынь. Это растения теплых стран континентального облика с короткой и сравнительно влажной зимой и сухим знойным продолжительным летом. Страны с равномерно-влажным климатом вообще не заселяются видами *Aegilops*. Как видно из этой краткой характеристики, род *Aegilops* L. является довольно монолитным и не содержит в себе видов, резко отличающихся по степени ксерофилизации. Это несомненно нашло отражение и в наших определениях интенсивности фотосинтеза.

Крайне западное положение в ареале рода занимает *Ae. ventricosa*, на восток и на север далее всех проник *Ae. cylindrica*, на юге предельной широты достигли *Ae. squarrosa* — в Белуджистане и *Ae. ovata* — в Африке (Жуковский, 1927—1928).

Попытаемся проследить связь потенциальной интенсивности фотосинтеза у видов *Aegilops*, близких по происхождению, но отличающихся по ареалу расселения, с одной стороны, и, с другой стороны, отличающихся по обоим этим признакам. Обратимся к *Ae. biuncialis* и *Ae. ovata*, входящим в одну секцию, но имеющим различное распространение. *Ae. ovata* L. — вид весьма полиморфный, богатый экологическими типами, ареал его распространения — от каменистых полупустынь до открытых дубрав очень влажного климата. *Ae. biuncialis* Vis. также имеет значительный ареал расселения и занимает известковые и травянистые склоны (до высоты 600 м над ур. м.), долины рек, берег моря. По потенциальной интенсивности фотосинтеза эти виды мало разнятся друг от друга (36 и 32 мг $CO_2$ соответственно). Если же мы возьмем виды, входящие в различные секции (т. е. отличающиеся по своему происхождению),— *Ae. ventricosa*, *Ae. cylindrica*, *Ae. squarrosa* и занимающие крайние положения в ареале рода, то окажется, что по интенсивности фотосинтеза они также весьма близки (35, 33 и 32 мг $CO_2$ соответственно).

На основании изложенного мы приходим к выводу, что потенциальная интенсивность фотосинтеза может характеризовать отдельный вид или же род в целом, но связи этой величины с другими свойствами растения имеют очень сложный характер.

## Литература

Бриллиант В. А. (1949). Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растения. — Есипова И. В. (1959). Последействие высоких и низких температур на фотосинтез хлопчатника. Физиолог. раст., 6, 1. — Жуковский П. М. (1927—1928). Критико-систематический обзор видов рода *Aegilops* L. Тр. по прикл. бот. генет. и селекц., XVIII, 1. — Заленский О. В. (1949). Изменения зависимости фотосинтеза от температуры на протяжении вегетационного периода растений. Сообщ. Таджикск. филиала АН СССР, XVII. — Заленский О. В. (1954). Фотосинтез растений в естественных условиях. Вопросы ботаники, 1. — Заленский О. В. (1959). Обзор методов изучения фотосинтеза наземных растений. Полевая геоботаника, I. — Заленский О. В., В. Л. Вознесенский и О. А. Семихатова. (1958). Исследования фотосинтеза при помощи количественных радиометрических методов. Тр. 2-й Международной конференции по мирному использованию атомной энергии. — Заленский О. В., Т. П. Штанько и М. М. Пономарева. (1961). О фотосинтезе растений Центрального Казахстана. Матер. казахстанск. конф. по пробл. «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение» (вторая сессия научного совета по проблеме биокомплексов), Алма-Ата, 25—30 марта 1960 г. — Катунский В. М. (1941). Интенсивность фотосинтеза как основной показатель углеродного питания растений. Сб. работ по физиолог. раст. Памяти К. А. Тимирязева. — Люндегорд Г. (1937). Влияние климата и почвы на жизнь растения. — Наабер Л. Х. (1961). Влияние температуры на потенциальную величину фотосинтеза эфемеров южных Кызылкумов. В кн.: Пастбища Узбекистана. — Наабер Л. Х. и И. Л. Захарьянц. (1961). Фотосинтетическая способность растений эфемеров в южных Кзылкумах. Бот. журн., 8. — Ничипорович А. А. (1955). Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). — Рабинович Е. (1959). Фотосинтез, III. — Самыгин Г. А. (1955). Последействие отрицательных температур на фотосинтез. Физиолог. раст., 2, 3. — Тимирязев К. А. (1879). О физиологическом значении хлорофилла. В сб.: Солнце, жизнь и хлорофилл. — Фазылова С. (1962). Фотосинтез некоторых полукустарников, кустарников и деревьев Южных Кзылкумов. Диссертация, Ташкент. — Филиппова Л. А. (1959). Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, Эксперим. бот., 13.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
Ташкент.

(Получено 17 VI 1963).

УДК 581 132

Д. И. Сапожников, З. М. Эйдельман, Н. В. Бажанова, Т. Г. Маслова, О. Ф. Попова и Г. А. Ширяева

# К ХАРАКТЕРИСТИКЕ СВЕТОВОЙ РЕАКЦИИ ПРЕВРАЩЕНИЯ КСАНТОФИЛЛОВ В УСЛОВИЯХ АНАЭРОБИОЗА

В работах, выполненных с помощью тяжелокислородной воды, было показано, что виолаксантин является промежуточным звеном в цепи реакций превращения кислорода воды в молекулярный кислород (Сапожников, Алхазов и др., 1961; Сапожников, 1961; Сапожников, Эйдельман и др., 1963). Авторы этих исследований показали, что при аэробных условиях в темноте происходит внедрение кислорода воды в молекулу ксантофилла; под действием света кислород виолаксантина претерпевает фотоокисление до молекулярного кислорода. Таким образом, можно эти превращения в темноте и на свету представить в виде гипотетической схемы фотоокисления виолаксантина (схема 1):

Формы атомных группировок кислорода

| ионная | эпоксидная | пероксидная | молекулярная |
|---|---|---|---|
| $H_2O$ | —C(—O—)C— ; аэробиоз → свет | —O—O— | $O_2$ |

Реакция фотоокисления виолаксантина ингибируется гидроксиламином (Сапожников, Эйдельман и др., 1959). Вместе с тем было показано, что в условиях анаэробиоза под действием света происходит уменьшение количества виолаксантина (Сапожников, Маевская и др., 1959). Так как в анаэробных условиях кислород не выделяется, то естественно было предположить, что при этом происходит фотовосстановление виолаксантина.

Известно, что адаптированные к водороду водоросли не чувствительны к определенным концентрациям гидроксиламина (Рабинович, 1951). Основываясь на этих данных, нам представлялось важным экспериментально проверить различие в ходе световой реакции в аэробных и анаэробных условиях.

Сравнивая действие гидроксиламина на световую реакцию превращения виолаксантина в условиях фотосинтеза и фоторедукции, можно было бы выяснить характер этих превращений. Целью настоящей работы и было проверить действие гидроксиламина на ход световой реакции в условиях анаэробиоза.

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В качестве объекта исследований мы выбрали *Cyclamen persicum* Mill. Высечки из листьев, сделанные пробочным сверлом диаметром 11 мм, помещались в колбу Бунзена и инфильтрировались под вакуумом водопроводной водой. После инфильтрации через колбы пропускался ток чистого водорода.

В атмосфере чистого водорода растения выдерживались в течение 18 часов. За два часа перед началом освещения в колбы добавлялся гидроксиламин без нарушения анаэробиоза.

Освещение производилось лампой ЗН-8; освещенность равнялась 60 тыс. люксов. В качестве контроля служили такие же листья, но в аэробных условиях. Анализ пигментов производился методом бумажной хроматографии (Сапожников, Бронштейн-Попова и др., 1956). Каждый вариант ставился в двух повторностях, каждая повторность анализировалась тремя хроматограммами.

Первая серия опытов. В первой серии опытов было испытано действие гидроксиламина в концентрации $5 \cdot 10^{-2}$ М на листья, находившиеся в условиях аэробиоза или анаэробиоза. Результаты этой серии представлены в табл. 1.

Как видно из данных, приведенных в табл. 1, световая реакция в аэробных условиях, о которой можно судить по разности процентного содержания лютеина и виолаксантина, сильно тормозится гидроксиламином. Между тем гидроксиламин не тормозит световую реакцию в анаэробиозе.

Вторая серия опытов. Эта серия опытов была поставлена с целью испытать действие разных концентраций гидроксиламина на световую реакцию в анаэробных условиях. Были испытаны три концентрации: $5 \cdot 10^{-2}$ М, $2 \cdot 10^{-1}$ М, $5 \cdot 10^{-1}$ М. Результаты опытов этой серии сведены в табл. 2.

Из данных табл. 2 видно, что увеличение концентрации гидроксиламина до $5 \cdot 10^{-1}$ М не вызывает угнетения световой реакции.

Обсуждение результатов. Исследования, проведенные без участия ингибиторов (Сапожников, Маевская и др., 1959), не позволили вскрыть различия в ходе реакции при аэробиозе и анаэробиозе, так как в тех и других условиях под

ТАБЛИЦА 1

Действие гидроксиламина на световую реакцию в аэробных и анаэробных условиях (процентное содержание ксантофиллов)

| Опыт | Аэробиоз | | | Анаэробиоз | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | лютеин | виолаксантин | разность | лютеин | виолаксантин | разность |
| 1 | 62.3 | 37.7 | 24.6 | 78.8 | 21.4 | 57.4 |
| 2 | 59.3 | 40.7 | 18.6 | 81.2 | 18.8 | 62.4 |
| 3 | 68.8 | 31.2 | 37.6 | 82.3 | 17.7 | 64.6 |
| 4 | 68.9 | 31.1 | 37.8 | 84.4 | 15.6 | 68.8 |
| Средняя . . | 64.8 | 35.2 | 29.6 ± 4.6 | 81.6 | 18.4 | 63.2 ± 2.4 |

действием света происходит увеличение разности процента содержания лютеина и виолаксантина. При воздействии же на световую реакцию гидроксиламина, как это видно из приведенных результатов, ясно выступают различия в ходе этой реакции

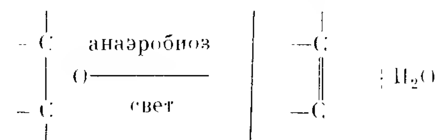
ТАБЛИЦА 2

Влияние различных концентраций гидроксиламина на световую реакцию в условиях анаэробиоза

| Ксантофиллы | Без гидроксиламина | Гидроксиламин | | |
|---|---|---|---|---|
| | | $5 \cdot 10^{-2}$ | $2 \cdot 10^{-1}$ | $5 \cdot 10^{-1}$ |
| Процент лютеина . . . . . . . | 85.3 ± 2.0 | 81.7 ± 1.2 | 73.9 ± 2.0 | 82.5 ± 2.0 |
| » виолаксантина . . . . | 19.7 ± 2.0 | 18.2 ± 1.2 | 17.5 ± 2.0 | 17.5 ± 2.0 |
| Разность (% лютеина—% виолаксантина) . . . . . . . . . | 65.6 | 63.5 | 56.4 | 65.0 |

в аэробных и анаэробных условиях. Можно предположить, что в аэробных условиях световая реакция протекает по типу фотоокисления (см. схему I), а в анаэробных условиях по типу фоторедукции виолаксантина (см. схему II).

Схема фоторедукции виолаксантина (схема 2)




Подтверждение этого предположения можно получить лишь с помощью изотопного метода.

Литература


Рабинович Е. (1951). Фотосинтез, I. — Сапожников Д. И. (1961). О роли каротиноидов в процессе фотосинтеза. Тез. докл. на 5 Международном биохимическом конгрессе. — Сапожников Д. И., Д. Г. Алхазов, З. М. Эйдельман, Н. В. Бажанова, И. Х. Лемберг, Т. Г. Маслова, А. Б. Гиршин, Н. А. Попова, В. С. Сааков, О. Ф. Попова и Г. А. Ширяева. (1961). Включение $O^{18}$ из тяжелокислородной воды в виолаксантин при действии света на растение. Бот. журн., 5. — Сапожников Д. И., И. А. Бронштейн-Попова, Т. А. Красовская и А. Н. Маевская. (1956). Количественное определение основных каротиноидов зеленого листа с помощью бумажной хроматографии. Физиология растений, 3, 5 : 487—489. — Сапожников Д. И., А. Н. Маевская, Т. А. Красовская-Антропова, Л. Л. Приалгаускайте, В. С. Турчина. (1959). Влияние анаэробиоза на изменение соотношения основных каротиноидов зеленого листа. Биохимия, 24, 1. — Сапожников Д. И., З. М. Эйдельман, Н. В. Бажанова, Т. Г. Маслова, Д. Г. Алхазов, И. Х. Лемберг, А. Б. Гиршин, В. С. Сааков, Н. А. Попова, О. Ф. Попова и Г. А. Ширяева. (1964). Об участии ксантофиллов в переносе $O_2$ в процессе фотосинтеза. ДАН СССР, 154, 4 : 974—977. — Сапожников Д. И., З. М. Эйдельман, Н. В. Бажанова и О. Ф. Попова. (1959). Торможение гидроксиламином световой реакции при превращении ксантофиллов. ДАН СССР, 127, 5 : 1128—1131.





Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.


(Получено 12 III 1963).

---

УДК 582.998

И. И. Герасименко

# К СИСТЕМАТИКЕ КРЕСТОВНИКА *SENECIO PLATYPHYLLUS* SENSU GROSSHEIMII, 1949

С 1 рисунком

Крестовник широколистный — одно из наиболее важных лекарственных растений. Из подземной и надземной его частей отечественными химиками выделены алкалоиды платифиллин и сенецифиллин (Орехов, 1955), а в последнее время саррацин (Баньковская и Баньковский, 1959). Неоплатифиллин — алкалоид, изомерный платифиллину — был изолирован из маточных растворов при переработке платифиллина (Данилова и др., 1953).

В медицинском отношении наиболее полно изучен платифиллин. В виде битартрата платифиллин используется в медицине в качестве спазмолитического, болеутоляющего и мидриатического средства, сходного по действию с атропином (Машковский, 1960). При некоторых заболеваниях в качестве спазмолитика применяется саррацин, превосходящий по силе действия платифиллин в 2—3 раза (Никольская, 1960). Неоплатифиллин по характеру действия и активности очень близок к платифиллину, но токсичнее его примерно в 2 раза (Данилова и др., 1952), вследствие чего он не используется в медицине. Сенецифиллин не нашел в медицине непосредственного применения, но служит исходным продуктом для синтеза диплацина — препарата с курареподобным действием (Кузовков и др., 1955).

Широкое использование алкалоидов крестовника широколистного в медицине послужило основанием для введения этого растения в культуру (Герасименко и Бурмистров, 1954) и начала работ по его селекции (Демидова, 1959). Введение этого растения в широкую производственную культуру в какой-то мере сдерживалось тем, что запасы его сырья в условиях естественного обитания весьма значительны. Однако сырье, заготовляемое ежегодно в Закавказье и на Северном Кавказе, очень неравноценно по содержанию платифиллина, а иногда в нем этот алкалоид вообще не содержится.

В связи с этим необходимо было исследовать прежде всего формовое разнообразие крестовника широколистного, тем более, что в отношении ботанико-систематического толкования этого вида мнения ботаников расходятся. Два кавказских растения *Senecio platyphyllus* (MB.) DC. и *S. platyphylloides* Somm. et Lev., первоначально описанные и рассматриваемые затем кавказскими ботаниками как самостоятельные виды (Гроссгейм, 1934; Колаковский, 1949), были объединены в один вид (Гроссгейм, 1949; Софиева, 1954). В последнее время они вновь отнесены к двум видам с тем лишь различием, что *Senecio platyphyllus* (MB.) DC., по праву приоритета, назван *S. rhombifolius* (Willd.) Sch. Bip. (Шишкин, 1961).

Исходный семенной или посадочный материал для экспериментального изучения был получен нами из различных районов Кавказа.

1. Гора Чуба в районе Кавказского государственного заповедника. Корневища собраны экспедицией ВИЛАР (В. А. Громовой).
2. Урочище Лаганаки в верховьях р. Белой в Краснодарском крае. Семена собраны экспедицией ВИЛАР (А. П. Масальским).
3. Окрестности Бакуриани — Триалетский хребет, перевал Цхра-Цхаро. Семена собраны экспедицией ВНИХВИ (П. С. Массагетовым).
4. Селение Данаис-Параула — южный склон Аджаро-Имеретинского хребта. Корневища собраны экспедицией Закавказской зональной опытной станции ВИЛАР (М. М. Молодежниковым).

Все формы крестовника из различных районов естественного распространения были присланы под названием *Senecio platyphyllus* (MB.) DC. и были выращены в Подмосковье. Уже беглого осмотра растений было достаточно, чтобы заметить существенное морфологическое различие между указанными формами, тогда как внутри формы растения были выровнены и сохраняли свой морфологический тип. Только у формы из Бакуриани наблюдалась сравнительно сильная индивидуальная изменчивость. Поэтому в дальнейшем были более тщательно изучены морфология, биологические особенности и химический состав алкалоидов этих растений. Результаты исследования приводятся в таблице.

Данные таблицы показывают, что в нашем испытании находился ряд форм крестовника широколистного, близких между собою по морфологическим признакам. Среди них наиболее четко изолирована первая форма, полученная с Северного Кавказа (гора Чуба). Для растений этой формы характерны тонкие, слабо ребристые, покрытые

Некоторые морфологические особенности, содержание и состав алкалоидов различных форм *Senecio platyphyllus* (MB.) ДС.

| Признаки растений, содержание и состав алкалоидов | Формы и их происхождение | | | |
|---|---|---|---|---|
| | I. Чуба | II. Лаганаки | III. Бакуриани | IV. Данаис-Параула |
| Стебель: | Гладкий с восковым налетом. | Гладкий. | Гладкий. | Гладкий. |
| высота (в см) | 71—125 | 50—75 | 74—110 | 99—140 |
| диаметр (в см) | 0.5 | 0.5 | 0.5—1 | 1 |
| число на 1 растение | 1—7 | 1—5 | 1—6 | 1—6 |
| Листья розеточные: | | | | |
| длина пластинки (в см) | 12—16 | 7—12 | 10—20 | 14—24 |
| ширина » » | 16—24 | 10—15 | 18—30 | 21—37 |
| длина черешка » | 24—32 | 9—24 | 28—56 | 35—62 |
| Листья стеблевые средние: | | | | |
| длина пластинки (в см) | 8—15 | 9—13 | 9—17 | 14—22 |
| ширина » » | 14—16 | 12—15 | 14—25 | 21—31 |
| длина черешка » | 4—15 | 4—6 | 4—8 | 7—16 |
| Характер черешка средних стеблевых листьев (см. рисунок) | Без ушков, без крыльев, редко узкокрылатые. | С ушками, прерывчато-крылатые. | С ушками, сплошь крылатые. | С ушками, сплошь крылатые. |
| диаметр ушков (в см) | около 0.4 | 2—3 | 3—12 | 10—15 |
| Корзинки: | | | | |
| число цветков | 4—7 | 5—12 | 10—20 | 11—20 |
| длина (в мм) | 15—17 | 13—16 | 13—17 | 15—19 |
| ширина (в мм) | 3—4 | 4—5 | 3—7 | 5—7 |
| Обертка внутренняя: | | | | |
| число листочков | 5 | 5—7 | 8—10 | 7—8 |
| длина (в мм) | 5—7 | 5 | 6—8 | 6 |
| Опушение соцветия | Голое. | Опушенное. | Голое. | Голое. |
| Семена (семянки): | | | | |
| длина (в мм) | 4—6 | 6—7 | 4—7 | 5—7 |
| вес 1000 (в г) | 1.9—2.6 | 4—4.2 | 2.9—4.2 | 2.2—5.8 |
| всхожесть (в %) | 32—50 | 40 | — | 20—28 |
| Алкалоиды (содержание в %): | | | | |
| корни | 2.4 | 3.2 | 4.6 | 2.1 |
| корневища | 1.9 | — | 2.9 | 2.9 |
| Основной алкалоид | Саррацин. | Платифиллин. | Платифиллин. | Платифиллин ? |
| Второстепенный алкалоид | ? | Саррацин. | ? | Саррацин. |

сизоватым налетом стебли. Черешки средних стеблевых листьев без стеблеобъемлющих ушков, редко узкокрылатые по всей длине, ширина черешка составляет при этом около 0.4 см. Следует отметить, что этот признак наиболее удобен для распознавания растений. Корзинки тонкие, малоцветковые, по 4—7 (чаще всего 5) цветков в каждой. Число листочков внутренней обертки равно 5. Соцветие голое. Семена относительно мелкие и обладают более высокой всхожестью. Цветение и созревание семян наступает на 5—6 дней позднее, чем у других форм.

Содержание алкалоидов: в корнях 2.4%, в корневищах 1.9%, в сумме алкалоидов преобладает саррацин. В сырье этой формы, собранном в условиях естественного обитания, содержание алкалоидов составило в подземной части растений 2.57—2.92%, в листьях — 0.7—1.44%, но платифиллина в нем не оказалось. Дальнейшими химическими исследованиями было установлено, что здесь содержится саррацин в количестве 1.47—1.65% (Баньковская и Баньковский, 1959; Демидова, 1959).

Таким образом, форма крестовника с горы Чубы (I) настолько хорошо изолирована от других как по морфологии и физиологии растений, так и по химическому составу алкалоидов, что может быть отнесена к самостоятельному виду. Морфологические признаки этой формы полностью совпадают с описанным во Флоре СССР видом крестовника ромболистного *Senecio rhombifolius* (Willd.) Sch. Bip. (= *S. platyphyllus* (MB.) DC., но указание на содержание платифиллина в этом растении следует признать ошибочным.

Ареал вида *S. rhombifolius* (Willd.). Sch. Bip. и особенно его запасы в природе еще недостаточно изучены. По данным В. А. Громовой (ВИЛАР) это растение распространено на Северном Кавказе, кроме горы Чубы, на склонах пастбища Абаго, на горах Шесси и Пшепси. Общая продуктивность зарослей в этом районе составляет примерно 7.5 т сухого сырья ежегодно. По другим данным (Шишкин, 1961) это растение распространено также в Дагестане, Восточном Закавказье и, возможно, в Западном Закавказье.

Другие формы крестовника (II, III, IV) более тесно связаны между собою. Для них характерны стебли, лишенные воскового налета, стеблеобъемлющие ушки, большее число цветков в корзинке и листочков обертки, крупные семена и, наконец, присутствие алкалоида платифиллина. В то же время каждая из них имеет свои особенности, позволяющие их различать по крайней мере на живом материале.

Форма из Данаис-Параула (IV) имеет наиболее мощный стебель без воскового налета, самые крупные листья и ушки средних стеблевых листьев и толстые, многоцветковые корзинки. Она является типичной формой *Senecio platyphylloides* Somm. et Lev. При относительно большом количестве алкалоидов в этой форме (2.1—2.9%) методом бумажной хроматографии был обнаружен платифиллин как основной алкалоид и саррацин как второстепенный компонент. Используемый метод не позволил, к сожалению, разделить алкалоиды платифиллин и сенецифиллин. Не исключена возможность, что главным алкалоидом этой формы является сенецифиллин. Прямые анализы показали, что содержание платифиллина в подземной части растений колеблется




Схема строения черешка средних стеблевых листьев у различных форм (I, II и IV) крестовника широколистного.

от 0.29 до 0.46% при содержании алкалоидов от 1.86 до 2.16%, т. е. платифиллин составляет $^1/_5$—$^1/_6$ часть от общего количества алкалоидов.

Форма из Бакуриани (III) стоит настолько близко к предыдущей, что различение их по отдельным гербарным экземплярам почти невозможно. В культуре растения отличаются от типичного *Senecio platyphylloides* менее крупными размерами стебля, листьев и корзинок, а главное меньшими ушками средних стеблевых листьев. Кроме того, это типичное платифиллинсодержащее растение, происходящее из классического района, где оно было впервые собрано и впервые предложено П. С. Массагетовым как источник этого алкалоида. Растение выделяется самым высоким содержанием алкалоидов (2.9—4.6% в подземной части), из которых более половины приходится на платифиллин (Бостогонашвили, 1955). Эта форма может рассматриваться как разновидность *Senecio platyphylloides* Somm. et Lev.

Форма, происходящая из урочища Лаганаки (II), по морфологическим признакам занимает промежуточное положение между *Senecio rhombifolius* (Willd.) Sch. Bip. и *S. platyphylloides* Somm. et Lev. С первым видом ее сближают тонкие стебли, часто встречаемое число цветков в корзинке и листочков обертки, равное 5, со вторым— отсутствие воскового налета на стеблях, наличие ушков у основания черешка и присутствие в растении платифиллина. От всех остальных форм она хорошо отличима густым опушением соцветия и своеобразным строением черешка средних стеблевых листьев. Последний только у основания с небольшими, 2—3 см в диаметре, стеблеобъемлющими ушками; далее вверх, до перехода в листовую пластинку, черешок бескрылый. Содержание алкалоидов в корнях составляет 3.2%, главный из них — платифиллин или сенецифиллин, второстепенный — саррацин.

На основании данных, которыми мы располагаем к настоящему времени, эта форма может считаться разновидностью *Senecio platyphylloides* Somm. et Lev.

Изученные нами формы крестовника, по всей вероятности, не исчерпывают разнообразия форм этого вида, существующих в природе. Поэтому дальнейшие исследования крестовников этой группы, как в условиях их естественного обитания, так и в культуре, весьма желательны.

## Выводы

1. *Senecio platyphyllus* sensu Grossheimii, 1949, является сборным видом, объединяющим *Senecio rhombifolius* (Willd.) Sch. Bip. ( *S. platyphyllus* [M. B.] DC.) и *S. platyphylloides* Somm. et Lev.

2. В подземной части растений *S. rhombifolius* (Willd.) Sch. Bip. содержится саррацин как основной компонент суммы алкалоидов. Морфологический признак, позволяющий наиболее легко различать эту форму, отсутствие стеблеобъемлющих ушков у основания черешка листьев.

3. Виду *S. platyphylloides* Somm. et Lev. свойственна широкая внутривидовая изменчивость как морфологических признаков, так и состава алкалоидов. В составе вида выделены три формы, имеющие значение разновидностей: типичная, бакурианская и лаганакская. Общими для них признаками являются наличие платифиллина, стеблеобъемлющие ушки у основания черешка листьев и крылатые черешки.

4. Различный состав алкалоидов тесно связан с разнообразием в строении растений.

### Литература

Баньковская А. Н., А. И. Баньковский. (1959). Химическое изучение крестовника широколистного. Тр. ВИЛАР, XI : 46—50. — Бостоганашвили В. С. (1955). Метод количественного определения алкалоидов в корнях крестовника широколистного. Сборник трудов ТНИХВИ, VII : 91—93. — Герасименко И. И., Ф. Л. Бурмистров. (1954). Крестовник широколистный. В сб.: Возделывание лекарственных растений : 369—375. — Гроссгейм А. А. (1934). Флора Кавказа, IV. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа : 466. — Данилова А. В., Р. А. Коновалова, П. С. Массагетов и М. Гарина. (1953). Исследование алкалоидов видов *Senecio*. VIII. Журн. общ. химии, 23, 1417. — Демидова А. Д. (1959). Крестовник широколистный. Основы сортоводно-семенного дела по лекарственным культурам. Тр. ВИЛАР, XII : 64—67. — Колаковский А. А. (1949). Флора Абхазии, IV : 251—252. — Кузовков А. Д., М. Д. Машковский, А. В. Данилова и Г. П. Меньшиков. (1955). Синтезы в ряду псевдогелиотридана и гелиотридана. ДАН, 103, 2 : 251—252. — Машковский М. Д. (1960). Лекарственные средства. — Никольская Б. С. (1960). К фармакологии алкалоида саррацина. Фармакология и токсикология, 3 : 264—268. — Орехов А. П. (1955). Химия алкалоидов. — Софиева Р. М. (1954). Крестовники Кавказа и их народно-хозяйственное значение. Канд. дисс., Л. — Шишкин Б. К. (1961). *Senecio*. Флора СССР, XXVI : 739—740.

(Получено 15 XI 1962)

Всесоюзный
научно-исследовательский
институт лекарственных
и ароматических растений
(ВИЛАР).

---

УДК 581.165 : 582.475

**В. М. Галаев**

## О ВЕГЕТАТИВНОМ РАЗМНОЖЕНИИ ЕЛИ ОТВОДКАМИ В ЗЕЛЕНОМОШНО-КУСТАРНИЧКОВЫХ ЕЛЬНИКАХ

Способность ели к вегетативному размножению отводками отмечалась многими исследователями (см. «Литература»).

По данным Т. П. Некрасовой (1955), ель на Кольском полуострове обладает наиболее выраженной способностью к вегетативному размножению. В частности, в Лапландском заповеднике в ельниках зеленомошного типа около 15% всех елей представлены экземплярами вегетативного происхождения. Тикка (Tikka, 1928) выяснил, что в северной Финляндии из общего числа подроста 16.7% елочек образовались от укоренения ветвей.

Однако лесохозяйственная оценка вегетативного размножения ели отводками противоречива. Объясняется это тем, что этот вопрос недостаточно изучен. Большинство авторов указывает лишь на наличие возобновления ели отводками, но не приводят количественных и качественных данных. Исследователи северных лесов указывают на практический интерес этого вопроса (Tikka, 1928; Некрасова, 1955).

Если береза и осина легко дают поросль от пня и корневые отпрыски, то у хвойных пород поросль от пня и корней наблюдается очень редко. Это объясняется тем, что у хвойных древесных пород спящие почки у основания ствола отмирают вскоре после появления (Серебряков, 1954). Как бы взамен этому, ель обладает способностью размножаться вегетативно отводками.

Наши исследования проводились в Мезенском районе Архангельской области. Были заложены 3 пробные площади в ельнике зеленомошно-кустарничковом.

Почва торфянисто-подзолисто-глееватая, супесчаная на суглинке.



Напочвенный покров двухъярусный. Высота 1-го яруса от 18 до 30 см., 2-го от 5 до 18 см. Общая сомкнутость 0.9. Основной фон в покрове создают зеленые мхи (*Pleurozium schreberi* Mitt. и *Hylocomium proliferum* Lindb.), занимающие 60—80% площади. Кукушкин лен *Polytrichum commune* L. здесь не имеет такого развития, как зеленые мхи, он разбросан по всей площади отдельными экземплярами и находится в угнетенном состоянии. В кустарничково-травяном ярусе преобладают: брусника *Vaccinium vitis-idaea* L., вороника *Empetrum nigrum* L., черника *Vaccinium myrtillus* L., луговик извилистый *Deschampsia flexuosa* Trin., занимающие 20—40% площади.

В подлеске единично встречаются шиповник *Rosa cinnamomea* L. и рябина *Sorbus aucuparia* L.

В древесном ярусе преобладает ель *Picea obovata* Ldb. с примесью березы до 10% (9Е1БедС). Древесный полог довольно изрежен. Полнота 0.5, бонитет V. Древостой зеленомошно-кустарничкового ельника разновозрастный. Возраст отдельных деревьев колеблется от 120 до 200 лет.

Многие деревья ели имеют низко расположенные кроны. Нижние ветви лежат на земле, обрастают мхами и у периферии кроны изгибаются вверх, продолжая рост за счет материнского дерева и сохраняя плоское двухстороннее расположение вторичных ответвлений.

Для детальной характеристики возобновления ели весь самосев и подрост на пробных площадях учитывался по классификации И. С. Мелехова (1954, 1960): 1) благонадежный физиологически, безукоризненный в техническом отношении («Бб»); 2) благонадежный физиологически, но дефектный технически («Бд»), например, при нормальном ассимиляционном аппарате искривление стволика (без инфекции); 3) сомнительный, потенциальные возможности которого в данный момент еще трудно определить («Сом»); 4) неблагонадежный («Н»); 5) сухой («Сух»).

Для учета вегетативного возобновления ели отводками каждое дерево с низко-опущенной кроной и ветвями, густо покрытыми мхами, тщательно осматривалось с удалением напочвенного покрова и подстилки. Из числа ветвей учитывались только укоренившиеся. Всего нами обследовано 72 дерева с низко опущенной кроной, из них 57 деревьев имели укоренившиеся ветви. Кроме того, обследовались елочки, стоящие вблизи ствола материнского дерева.

В естественном возобновлении под пологом ельника зеленомошно-кустарничкового преобладает ель. На 1 га насчитывается всего 717 шт. подроста семенного происхождения. Подроста вегетативного возобновления на 1 га насчитывается 72 шт., что составляет 10% от общего количества подроста ели. Подрост березы и сосны встречается единично.

Состояние подроста семенного происхождения не отличается хорошим качеством. Только 47.1% подроста относится к категории «благонадежный», остальная часть подроста относится к категории «сомнительный» (35.9%) и «ненадежный» (17.0%).

Состояние подроста вегетативного происхождения довольно хорошее, 89.9% его относится к категории «благонадежный» и только 11.1% относится к категории «сомнительный» (табл. 1). В количественном отношении возобновление неудовлетворительное.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика возобновления леса в зеленомошно-кустарничковых ельниках

| Порода | Количество подроста на 1 га (по категориям Бб—Н). | | | | | | | | | | | | Состав растущего подроста | Всего растущего самосева и подроста |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Бб | | Бд | | Сом | | Н | | итого растущих | | Сух | | | |
| | в шт. | в % | в шт. | в % | в шт. | в % | в шт. | в % | в шт. | в % | в шт | в % | | |
| Ель семенная . . | — | — | 338 | 47.1 | 25.8 | 35.9 | 121 | 17.0 | 717 | 100 | 21 | 3 | 10 Е едБедС | 776 |
| Ель вегетативная | — | — | 64 | 88.9 | 8.0 | 11.1 | — | — | 72 | 100 | — | — | | 72 |
| Сосна . . . . . . | — | — | 2 | 23.2 | — | — | 4 | 76.8 | 6 | 100 | 2 | 25 | | 6 |
| Береза . . . . . | — | — | 16 | 100 | — | — | — | — | 16 | 100 | — | — | | 16 |

Неудовлетворительное возобновление под пологом ельника зеленомошно-кустарничкового объясняется тем, что вследствие разреженности древесного полога сильно развит моховой покров, который препятствует попаданию семян на почву. При боль-

шой сомкнутости кукушкина льна в ряде случаев совершенно исключается появление молодняка древесных пород (Мелехов и Голдобина, 1947). В то же время моховой покров оказывает положительное влияние на вегетативное размножение ели отводками, так как способствует укоренению ветвей ели.

То количество подроста вегетативного возобновления ели отводками, которое приводится в литературе, так же, как и наши данные, по-видимому, занижены, так как с повышением возраста происхождение подроста определить становится труднее.

Моховой покров, нарастая вверх, покрывает нижние ветви ели, вызывает появление придаточных корней. А. Л. Кощеев (1955) пишет, что для образования придаточных корней необходимы темнота, влажность и аэрация. По нашим наблюдениям, в ельнике зеленомошно-кустарничковом при мощности грубогумусной лесной подстилки в 13 см, густоте мха 600—800 особей на 400 см² и высоте 18—20 см создаются необходимые условия для укоренения ветвей ели. При удалении напочвенного покрова и подстилки с ветвей было видно, что укоренившиеся ветви расположены в верхнем слое подстилки. Подстилка влажная, рыхлая, состоит из отмерших мхов, корешков и древесного опада. Подсчет укоренившихся ветвей показал, что чем гуще моховой покров, тем больше было укоренившихся ветвей. Так, например, при густоте мха 800 экз. на 400 см² из 8 заросших ветвей все имели придаточные корни. При густоте мха 450 экз. на 400 см² из 10 заросших ветвей придаточные корни были на 3 ветвях. При укоренении нескольких ветвей образуется целая куртина вокруг дерева. Среди этой куртины можно было видеть вертикально растущие елочки, большинство из которых имеют связь с материнским деревом, а некоторые растут самостоятельно.

Из данных табл. 2 видно, что подрост вегетативного происхождения обладает значительно лучшим ростом, чем семенной подрост.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика хода роста благонадежного подроста ели

| Порода | Средняя высота дерева (в м) | Средний диаметр (в см) | | Возраст (лет) | Количество моделей | Текущий прирост по высоте за последние пять лет (в см) | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | у шейки корня | на высоте груди | | | 1960 | 1959 | 1958 | 1957 | 1956 |
| Ель семенная . . | 0.75 | 1.4 | — | 28 | 10 | 3.2 | 3.1 | 2.9 | 3.2 | 3.2 |
| Ель вегетативная | 1.47 | 2.46 | 1.05 | 28 | 10 | 4.8 | 4.7 | 4.8 | 4.9 | 5.0 |

У подроста, возобновившегося семенным путем, средняя высота и диаметр у шейки корня, в 2 раза меньшие, чем у подроста вегетативного происхождения. Это можно объяснить тем, что семенная ель в первые годы существования очень медленно растет, а укоренившиеся ветви сразу имеют значительный прирост по высоте и диаметру за счет материнского дерева. Текущий прирост по высоте за последние 5 лет был меньше на 1—2 см у елочек семенного происхождения.

### Выводы

1. В условиях Крайнего Севера ель обладает способностью размножаться вегетативно отводками путем укоренения ветвей. В ельнике зеленомошно-кустарничковом из общего числа подроста 10% елочек образовались от укоренения ветвей ели.
2. В разреженных ельниках сильно развит моховой покров, который положительно влияет на укоренение ветвей ели.
3. Наблюдения показали, что ель вегетативного происхождения в стадии подроста имеет лучшее состояние и лучший рост по сравнению с семенной елью.
4. Вегетативное размножение ели отводками заслуживает внимания и дальнейшего изучения, так как имеет не только научный интерес, но и практическое значение, особенно в условиях Крайнего Севера.

### Литература

Корш В. П. (1907). О размножении ели и пихты отводками и возобновление этих пород от пня в Наманганском лесничестве. Лесной журн., 37, 8. — Кощеев А. Л. (1955). Заболачивание вырубок и меры борьбы с ним. — Мелехов И. С. (1954). Изучение концентрированных рубок и возобновление леса в связи с ними в таежной зоне. В сб.: Концентрированные рубки в лесах Севера. — Мелехов И. С. (1960). Рубка и возобновление леса на Севере. — Мелехов И. С. и Н. В. Голдобина. (1947). Изменения напочвенного покрова в связи с концентрированными рубками. Сб. работ Арханг. лесотехнич. инст., IX. — Некрасова Т. П. (1955).



Возобновление ели на Кольском полуострове. Бот. журн., 3. — Норин Б. Н. (1958). К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. — Покровская Т. М., И. Ю. Иванова и М. С. Шавкина. (1960). О вегетативном размножении ели обыкновенной в условиях Московской области. Уч. зап. Московск. гор. пед. инст., 57, кафедра ботаники, 4. — Рубцов Н. И. (1952). О размножении ели отводками. Бот. журн., 5. — Северова А. И. (1951). Вегетативное размножение хвойных. — Северова А. И. (1958). Вегетативное размножение хвойных древесных пород. — Серебряков И. Г. (1954). О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород средней полосы европейской части СССР. Бюлл. МОИП, Отд. биолог., 59, 1. — Скворцов В. Н. (1948). О вегетативном размножении ели. Природа, 10. — Сукачев В. Н. (1934). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Tikka P. S. (1928). Über das Vorkommen und die Entwicklung der Fichte in den trockenen Heidewäldern von Nord Suomi (Finnland). Refrat. Silva Fennica, 10.

Институт леса и лесохимии,
г. Архангельск.

(Получено 14 I 1963).

---

УДК 561.394.75 (282 : 25)

Г. А. Балуева

## *AZINIA PARADOXA* — НОВЫЙ РОД ВОДЯНЫХ ПАПОРОТНИКОВ В ОТЛОЖЕНИЯХ СЫМСКОЙ СВИТЫ Р. ТАЗ

С 1 таблицей рисунков

В 1955 г. в палеокарпологической лаборатории Новосибирского геологического управления автором настоящей статьи было проведено палеокарпологическое изучение ряда образцов из керна колонковой скважины № 1, пробуренной Обской геолого-съемочной партией Западносибирского геологического управления у пос. Красноселькупска (р. Таз). Особый интерес представляют результаты исследования мощной песчано-алевритовой толщи с подчиненными прослоями глин и рыхлых глауконитовых песчаников, которая вскрыта скважиной в интервале глубин 16.0—261.0 м. Ископаемые флоры, полученные при анализе этой толщи, оказались, с одной стороны, очень близкими между собою, а с другой стороны, весьма сходными с флорами так называемой сымской свиты палеоцен-датского возраста. В этих флорах наряду с разнообразными *Selaginella*, обильными *Isoetes* и *Pilularia*, многочисленными остатками голосемянных и особенно покрытосемянных растений были встречены чрезвычайно своеобразные ископаемые, не имеющие современных аналогов и, насколько нам известно, не описанные в палеоботанической литературе. Коллекция в количестве 19 спорокарпиев, 39 микро- и мегаспорангиев и 60 мегаспор хранится в Палеокарпологической лаборатории Новосибирского геологического управления. Ископаемые представлены спорокарпиями, а также мега- и микроспорангиями, особенности строения которых указывают на их родство с водяными папоротниками (*Hydropteridineae*). Современные *Hydropteridineae* включают 3 семейства: *Azollaceae*, *Salviniaceae* и *Marsiliaceae*. Описанные ниже ископаемые объединяют в себе некоторые признаки этих семейств, однако не могут быть включены ни в одно из них, благодаря чему становится очевидной необходимость установления нового семейства. Приводим описание ископаемых.

*Pteridophyta*

Порядок *Hydropteridineae*

Семейство *Aziniaceae* G. Balueva, fam. n.

Род *Azinia* G. Balueva, gen. n.

Диагноз. Спорокарпии 0.45—0.50×0.35—0.40 мм, эллипсоидальные, с твердой деревянистой оболочкой, содержат один мегаспорангий и 6—8 микроспорангиев. Мегаспорангии тонкие, пленчатые, вмещают одну мегаспору. Мегаспоры эллипсоидальные, с мощным плавательным аппаратом, состоящим приблизительно из 20 треугольно-клиновидных плавательных тел. Корпус мегаспоры шаровидный, в верхней части с 3 парусовидными клапанами. Периспорий гладкий, шероховатый. Каждый микроспорангий содержит 3 массулы, лишенные глохидиев.

Генотип: *Azinia paradoxa* G. Bal.

*Azinia paradoxa* G. Balueva, sp. n.

Таблица, фиг. *1—9*

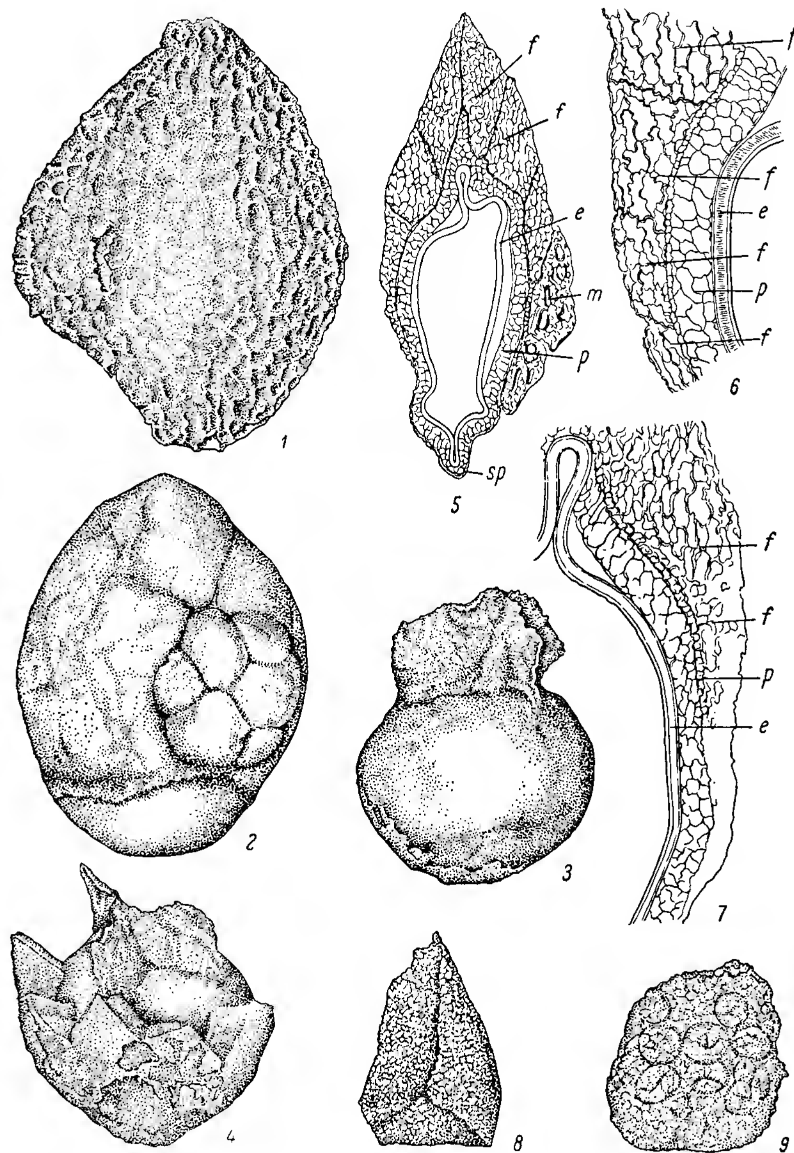
Диагноз: как у рода.

Голотип: экземпляр из скв. № 1 (пос. Красноселькупск) с глуб. 103.0—108.0 м; фиг. *2*.

Описание. Спорокарпии (фиг. *1*) 0.45—0.50×0.35—0.40 мм, в очертании эллипсоидальные, в поперечном сечении первоначально округлые, постфоссильно

сплюснутые и потому дисковидные, покрыты твердой, деревянистой, черной оболочкой с неясной крупноклетчатой скульптурой. Каждый спорокарпий содержит 1 мегаспорангий и 6—8 микроспорангиев.

Мегаспорангии (фиг. 2) 0.40—0.45×0.32—0.37 мм, в очертании эллипсоидальные, постфоссильно сплюснутые; каждый мегаспорангий содержит лишь




*1* — *Azinia paradoxa* G. Bal., спорокарпии с мега- и микроспорангиями (увел. 132); *2* — мегаспора с плавательным аппаратом, прикрытая оболочкой спорангия. Справа видны 6 микроспорангиев (увел. 132); *3* — мегаспора со снятыми плавательными телами (увел. 132); *4* — мегаспора с оставшимися в нижней части плавательными телами (увел. 132); *5* — продольный разрез мегаспоры с плавательными телами (*f*) и остатками оболочки спорокарпия (*sp*); справа виден разрез микроспорангиев (*m*) с микроспорами (увел. 200); *6—7* — фрагменты продольного среза мегаспоры через эндоспорий (*e*), периспорий (*p*) и плавательные тела (*f*) (увел. фиг. *6* — 520, фиг. *7* — 500); *8* — плавательное тело (увел. 155); *9* — массула с микроспорами (увел. 310).

1 мегаспору, форму которой и повторяет. Оболочка мегаспорангия очень тонкая, пленчатая, коричневато-желтая.

Мегаспоры беловато-желтые, по строению несколько напоминают мегаспоры рода *Azolla* (Strasburger, 1873). Они состоят из 2 частей: корпуса, вмещающего собственно спору, и мощного плавательного аппарата. Корпус мегаспоры представ-



ляет собою сферическое тело с диаметром 0.25—0.27 мм, в верхней части которого, над трехлучевой трещиной разверзания споры, расположены 3 тонких, на концах почти прозрачных парусовидных выроста периспория, сходящихся под углом 120° и имеющих высоту порядка 0.12 мм. Эти выросты, очевидно, являются клапанами, по которым происходит раскрывание споры при ее прорастании; одновременно они выполняют роль опоры для плавательного аппарата. Корпус состоит из 2 оболочек (фиг. *5—7*). Внутренняя оболочка (эндоспорий) тонкая, около 0.0026 мм, однослойная, глянцевая, светло-коричневая; эта оболочка и составляет собственно спору. Наружная оболочка (периспорий) двуслойная; непосредственно к эндоспорию прилегает довольно мощный, 0.013 мм, слой рыхлой пористой ткани, который заканчивается снаружи одним рядом поперечноудлиненных призматических клеток. Плавательный аппарат образован приблизительно 20 мелкими (0.1—0.22×0.075—0.1 мм) треугольно-клиновидными рыхлыми пористыми телами (фиг. *8*), плотно прилегающими друг к другу и закрывающими обычно 2/3 высоты мегаспоры (фиг. *2*), реже — всю ее до основания (фиг. *4*, плавательные тела с верхней части споры на рисунке удалены, чтобы показать парусовидные выросты периспория). Наибольшей длины, почти равной поперечнику собственно споры, плавательные тела достигают в верхней части мегаспоры, над трехлучевой трещиной разверзания (фиг. *5*); острые концы 3—4 верхних плавательных тел сходятся в одной точке, чем и обусловливается конусовидность верхушки мегаспоры. Плавательные тела сходны с таковыми же рода *Azolla*, построены из пенистой субстанции и, как и у *Azolla*, имеют местные розеткообразные сгущения этой субстанции.

Микроспорангии в количестве 6—8 штук в компактной кучке лежат на одной из боковых сторон магаспорангия (фиг. *2*) и одеты общей с последним оболочкой спорокарпия. Микроспорангии округло-многоугольные, около 0.104—0.117 мм в поперечнике. Каждый из них покрыт очень тонкой пленчатой светло-коричневой оболочкой и содержит 3 или более лепешковидных массул с диаметром около 0.078 мм, лишенных глохидиев; массулы состоят из пенистой субстанции, в которую вмещены сферические микроспоры с гладкой поверхностью и небольшой трехлучевой трещиной разверзания; диаметр микроспор составляет около 0.0182 мм.

Сравнение. Как уже было отмечено, мегаспоры *Azinia* обнаруживают признаки, свойственные некоторым современным *Hydropteridineae*; в частности, мощный пенистый периспорий сближает их с представителями семейства *Salviniaceae*, а наличие и характер плавательных тел — с семейством *Azollaceae*. В то же время описанные выше ископаемые резко отличаются от всех известных нам представителей этих семейств прежде всего наличием в одном спорокарпии как мега-, так и микроспорангиев, чего не наблюдается, как нам известно, ни у одного из современных *Hydropteridineae* (см. «Литература»). Это явление представляет собой большой интерес для филогении разноспоровых папоротников; одновременно нельзя отрицать и стратиграфического значения *Azinia paradoxa*, которая известна пока лишь в отложениях сымской свиты.

Литература

Арнольди В. М. (1909). Тр. Общ. Испыт. Прир. Харьковск. унив., 43. — Ветштейн Р. (1903). Руководство по систематике растений, I. — Голенкин М. И. (1937). Курс высших растений. — Дорофеев П. И. (1959). О новых видах *Azolla* Lam. для третичной флоры СССР. Бот. журн., 12 : 1756. — Мейер К. И. (1947). Систематика архегональных растений. — Тахтаджян А. Л. (1956). Курс высших растений. — Фомин В. А. (1934). *Hydropteridineae*. Флора СССР, I : 89. — Strasburger E. (1873). Über *Azolla*. — Swenson A. (1944). The new world species of *Azolla*. Amer. fern. Journ., 34.

Новосибирское геологическое управление.

(Получено 16 XII 1963).

---

УДК 582.28 : 595.7

Э. О. Семан

## ВНУТРИВИДОВЫЕ ПРИЗНАКИ ЭНТОМОПАТОГЕННОГО ГРИБА *BEAUVERIA BASSIANA* (Bals.) Vuill.

С 2 рисунками

Микробиологический метод борьбы с вредителями сельского хозяйства приобретает в настоящее время все большее значение. Использование энтомопатогенных грибов, в частности представителей семейств *Mucedinaceae* и *Entomophthoraceae*, имеет большие перспективы практического использования. Наша работа была связана с выяснением внутривидовых различий штаммов гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. Материалом для работы послужили штаммы гриба, выделенные из различных насекомых, собранных в разных зонах Советского Союза, а также из Китая и Чехословакии. Работа проводилась в лаборатории микробиометода Всесоюзного института защиты растений (ВИЗР) под руководством А. А. Евлаховой.

Гриб *Beauveria bassiana* относится к группе несовершенных грибов (*Fungi imperfecti*), к порядку *Hyphales*, сем. *Mucedinaceae*. Он вызывает у насекомых болезнь,

называемую белой мускардиной. Количество видов насекомых, поражаемых этим грибом, очень велико, в частности в Советском Союзе их известно свыше 40. В наших опытах использовались штаммы гриба *B. bassiana*, выделенные из 18 видов насекомых, относящихся к 6 отрядам. Определение гриба *B. bassiana*, обладающего нерезко выраженными или нетипичными признаками, представляет большие трудности. Поэтому при определении вида необходимо учитывать не только культурально-морфологические признаки, но и особенности роста и развития его при различных условиях. При изучении внутривидовых особенностей гриба *B. bassiana* были проведены следующие исследования с имеющимися у нас штаммами: изучение микроскопического строения конидиального аппарата, установление размера и формы спор, наблюдение за ростом на различных питательных средах, установление оптимальной температуры для роста, исследование ферментативной активности и некоторые другие.

## Рост гриба *Beauveria bassiana* на питательных средах

Для сравнительного изучения штаммов гриба *B. bassiana* был произведен посев на различные питательные среды: сусло-агар, среду Чапека, глюкозный агар Сабуро, ломтики картофеля, рис, водную 10%-ю желатину. При росте на сусло-агаре большинство штаммов гриба *B. bassiana* в молодом возрасте дают белые, невысокие пушистые колонии; со временем они разрастаются, мицелий спадается и уплотняется, большинство штаммов приобретает светло-желтую или светло-кремовую окраску. Некоторые штаммы имеют очень характерную форму колоний, позволяющую всегда отличить их от других. (Табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Штаммы гриба *Beauveria bassiana*, использованные в наших опытах

| № штамма | Насекомое-хозяин | Место нахождения | Год |
|---|---|---|---|
| 1 | Сем. Formicidae | Краснодарский край | 1954 |
| 2 | Aporia crataegi L. | » » | 1954 |
| 3 | Aradua cinnamomeus Pz. | Воронежская область | 1956 |
| 4 | Eurygaster integriceps Put. | » » | 1954 |
| 5 | Grapholita glycinivorella Mats. | Китай | 1959 |
| 6 | Nygmia phaeorrhoea L. | Харьковская область | 1958 |
| 7 | Notodonta anceps Goeze. | Воронежская область | 1958 |
| 9 | Insecta g. sp. | Чехословакия | 1958 |
| 10 | Zeuzera pyrina L. | Харьковская область | 1955 |
| 14 | Carpocapsa pomonella L. Germ. | Эстония | 1959 |
| 16 | Bothynoderes punctiventris | Украина | 1960 |
| 17 | Cacoecia crataegana Hb. | Железноводск | 1958 |
| 18 | Chrysopa vulgaris Schn. | Ростовская область | 1954 |
| 19 | Leptinotarsa decemlineata Say | Берегово | 1959 |
| 21 | Pyrausta nubilalis Hb. | Китай | 1958 |
| 22 | Cossus cossus L. | Воронежская область | 1954 |
| 24 | Carpocapsa pomonella L. | Ессентуки | 1961 |
| 26 | Eurygaster integriceps Put. | Ростовская область | 1954 |
| 70 | Neodiprion sertifer Geoffr. | Ленинградская область | 1961 |
| 3 кит. | Insecta g. sp. | Китай | 1958 |

По форме колонии выделяется штамм № 10 из древесницы въедливой, имеющий пуговичную, круглую форму колонии. Другим, тоже характерным признаком этого штамма, является снежно-белый мицелий (рис. 1). Штамм № 4, из вредной черепашки, также имеет округлую форму колонии, но края ее зубчатые; кроме того, цвет мицелия не чисто белый, а с желтым оттенком, усиливающимся с возрастом культуры (рис. 2). Очень выделяется штамм № 70, из рыжего соснового пилильщика. Колонии у него высокие, воздушные, белые. Отличительным признаком штаммов при росте на сусло-агаре может также служить нижняя сторона колоний, — ее цвет и наличие складчатости. Так, штамм № 3, из соснового подкорового клопа, резко выделяется среди прочих штаммов своей ярко-оранжевой окраской нижней стороны колонии. При росте штаммов на среде Чапека отмечается более плоский характер мицелия; на глюкозном агаре Сабуро отличительными чертами является появление кремовой, желтой окраски мицелия. Белый мицелий сохраняется только у штаммов №№ 16 и 26. У многих штаммов по мере роста мицелий становится низким, войлочным. Штаммы гриба *B. bassiana* одинаково хорошо растут как на синтетических, так и на естественных средах. Из последних мы использовали ломтики картофеля и неочищенный рис.

При росте *B. bassiana* на ломтиках картофеля в наших опытах отмечалась окраска картофеля у некоторых штаммов (но в литературе указывается, что *B. bassiana* картофель не окрашивает). Посев штаммов на ломтиках картофеля проводился в четырех повторностях. Только у одного штамма (№ 2) окраска проявлялась постоянно, у осталь-





Рис. 1. Колония штамма № 10, выделенная из древесницы въедливой (на среде Чапека).

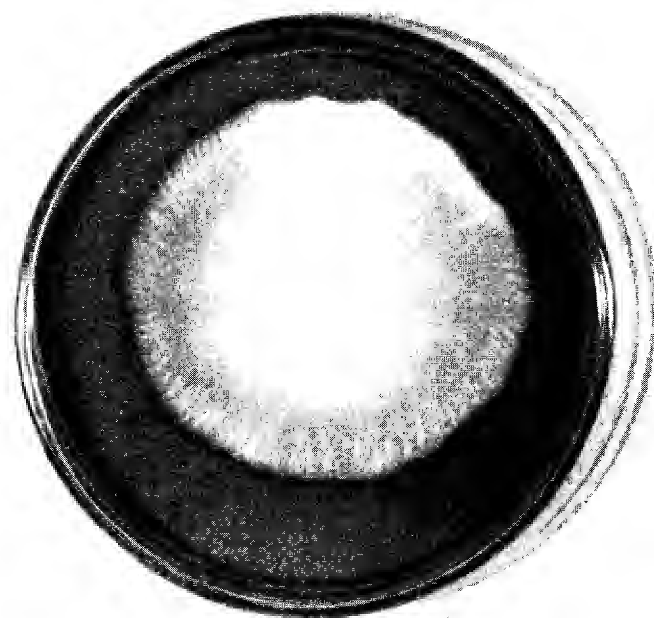


Рис. 2. Колония штамма № 4, выделенная из вредной черепашки (на среде Чапека).

ных шести штаммов (из числа семи, давших окраску картофеля) — только в двух повторностях. При посеве штаммов в ноябре 1961 г. окраска картофеля проявилась у штаммов №№ 2, 5, 10, при посеве же в марте 1962 г. окраска проявилась у штаммов №№ 2, 6, 14, 24, 70 (окраска картофеля отмечалась визуально).

ТАБЛИЦА 2

Окраска штаммов гриба *Beauveria bassiana*

| № штамма | 1961 г., ноябрь | № штамма | 1962 г., март |
|---|---|---|---|
| 2 | Сиренево-розовая. | 2 | Сиренево-розовая. |
| 5 | Синяя. | 6 | » » |
| 5 | » | 14 | » » |
| 5 | » | 24 | » » |
| 10 | » | 70 | » » |

Таким образом, из опытов следует, что окраска картофеля (при посеве гриба *B. bassiana*) — признак очень изменчивый, и поэтому его нельзя брать для дифференциации не только видов, но даже штаммов одного вида. Имеется указание Бенем и Миранда (Benham, Miranda, 1953), что образование пигмента и окраска картофеля этим грибом являются очень изменчивыми признаками, и что эта способность со временем уменьшается или совсем исчезает.

Кроме указанных сред, мы проводили посев штаммов гриба на водную 10%-ю желатину и на рис. На желатиновой среде начало видимого роста гриба обычно сопровождалось интенсивным разжижением субстрата. Окрашивания желатины не наблюдалось. При росте на рисе оказалось, что некоторые штаммы способны окрашивать рис. Наиболее яркая окраска риса наблюдалась у штаммов № 3 — оранжевая; № 5 — лимонно-желтая, № 26 — медово-желтая.

### Установление оптимальной температуры для роста штаммов *Beauveria bassiana*

С целью выяснения оптимальной температуры для роста штаммов гриба *B. bassiana* были поставлены лабораторные опыты со следующими вариантами: 0°, 6, 7, 13, 18, 20, 25, 30°. Наблюдение за началом роста мицелия взятых штаммов (№№ 4, 14, 21, 24, 26, 70) при различной температуре показало, что чем выше температура в указанных пределах, тем раньше проявляется видимый рост гриба.

Сравнивая результаты опыта, можно отметить, что при температуре 6° рост у всех штаммов приблизительно одинаков (сравнение при всех температурах проводилось на 13-й день).

В пределах температуры от 13 до 25° выделяется скоростью роста из всех испытанных штамм № 26 из вредной черепашки (Ростовская область). Два штамма, выделенные из одного и того же вида насекомого, — яблоневой плодожорки, но из различных географических районов, отличаются скоростью роста. При более высоких температурах лучший рост отмечается у более южного штамма (№ 24, Ессентуки), а при низких — у более северного штамма (№ 14, Эстония). Это указывает на приспособление штаммов гриба к местным температурным условиям.

Рассматривая все имеющиеся данные о зависимости роста штаммов гриба *B. bassiana* от температуры, мы пришли к заключению, что оптимальная температура для роста исследованных штаммов лежит в пределах от 18 до 28°. Это подтверждает данные М. В. Суздальской (1958), которая указывает температурный оптимум в пределах от 18 до 27°.

### Ферментативная активность штаммов гриба *Beauveria bassiana*

В наших опытах определялась амилолитическая и протеолитическая активность *B. bassiana*. Исследование амилолитической активности штаммов велось двумя методами: 1-й метод основан на физико-химических изменениях субстрата (йодная проба), 2-й метод — на определении продуктов гидролиза (образование восстанавливающих сахаров).

Для опытов штаммы гриба *B. bassiana* выращивались на жидкой питательной среде (пивное сусло) при температуре 25° в течение 15 дней. Для определения активности амилаз по интенсивности осахаривания крахмала были взяты штаммы: №№ 4, 5, 14, 18, 21, 24, 26, 70.

Определение восстанавливающих сахаров велось методом Бертрана:

| № штамма | Количество образовавшегося сахара (в мг) | № штамма | Количество образовавшегося сахара (в мг) |
|---|---|---|---|
| 4 | 6.7 | 21 | 29.0 |
| 5 | 17.0 | 24 | 51.0 |
| 14 | 15.0 | 26 | 23.5 |
| 18 | 11.0 | 70 | 45.5 |

Как видно, наибольшей амилолитической активностью обладают штаммы № 24 (51 мг) и № 70 (45.5 мг), несколько меньшей активностью штаммы № 21 (29.0 мг) и № 26 (23.5 мг). Самой низкой активностью отличается штамм № 4 (6.7 мг). Штаммы, выделенные из одного вида насекомого, — яблоневой плодожорки, но из разных географических районов, обладают различной амилолитической активностью (№ 14 и № 24). При определении амилолитической активности штаммов йодной пробой самыми активными оказались штаммы №№ 21 и 70.

Протеолитические свойства штаммов учитывались глазомерно, по скорости разжижения желатины. В качестве среды использовалась водная 10%-я желатина. Результаты опыта показали, что наибольшей протеолитической активностью обладают штаммы: №№ 6, 9, 21. Неспособными разжижать желатину оказались штаммы №№ 3, 5, 19. В результате проведенных опытов выяснилось, что штаммы гриба *B. bassiana*, выделенные из различных насекомых, отличаются по своей биохимической активности.

По мнению П. Н. Кашкина (1954), возраст культуры и питательная среда в известной мере влияют на активность грибов. Продолжительность культивирования изучаемых нами штаммов гриба *B. bassiana* (с момента их поступления в культуру) была различной. Некоторые штаммы выделены еще в 1954 г. Интересно было сравнить их активность, учитывая период культивирования в сапрофитных условиях. Оказалось, что штаммы, выделенные в 1961 г., обладают наибольшей амилолитической активностью (штамм № 70 — 45.5 мг, № 24 — 51 мг). Штамм № 4, обладающий самой низкой амилолитической активностью, был выделен в 1956 г. Но такая прямая зависимость амилолитической активности и продолжительности культивирования в культуре наблюдается не у всех штаммов *Beauveria bassiana*.

### Люминесценция различных штаммов *Beauveria bassiana*

При установлении внутривидовых особенностей гриба *B. bassiana* мы наряду с другими методами использовали люминесцентный метод исследования.

По данным Ю. И. Рубинштейна (1956), отчетливее всего люминесценция наблюдается при росте грибов на среде Чапека, на картофеле и моркови. Мы использовали следующие среды: сусло-агар, среду Чапека, глюкозный агар Сабуро, ломтики картофеля, рис.

Результаты показали, что штаммы гриба *B. bassiana* обладают целой гаммой цветов люминесценции, но основным из них является сиреневый со всевозможными оттенками. Для штаммов гриба *Fusarium* установлена определенная зависимость между способностью люминесцировать оранжевым цветом и токсичностью гриба (Рубинштейн, 1956). Исходя из этого, мы попытались также установить зависимость между токсичностью и люминесценцией у штаммов *B. bassiana*. Сравнивая свечение пассированных и непассированных штаммов гриба на разных средах, мы наблюдали усиление свечения сиреневым цветом у пассированных штаммов.

На основании полученных данных можно предположить, что имеется некоторая зависимость между интенсивностью свечения сиреневым цветом и токсичностью штаммов гриба. Однако это предположение должно быть подтверждено серией других опытов.

### Влияние пассажа на культурально-морфологические признаки штаммов гриба *Beauveria bassiana*

Для опытов по выяснению влияния пассажа на культурально-морфологические свойства штаммов гриба были взяты штаммы №№ 4, 10, 14, 21.

Результаты исследования показали, что морфологических изменений у штаммов *B. bassiana* после пассажа не произошло, но биохимические изменения имеются (изменение протеолитической активности, изменение свечения при люминесценции). Кроме того, отмечается изменение скорости роста у штаммов после пассажа через насекомых; в частности, наблюдается уменьшение скорости роста штаммов после пассажа. Вероятно, объяснение этому можно найти в том, что при пассаже происходит усиление паразитических свойств гриба, поэтому при культивировании штаммов в сапрофитных условиях происходит замедление скорости роста штаммов *B. bassiana*.

### Выводы

1. Гриб *Beauveria bassiana*, являясь факультативным паразитом, хорошо растет как на естественных, так и на искусственных питательных средах. Внешний вид и форма колоний штаммов при росте на питательных средах могут служить одним из признаков для их распознавания.
2. Штаммы, выделенные из разных географических районов, отличаются скоростью роста.
3. Штаммы *B. bassiana* отличаются друг от друга по биохимической активности. Биохимическая активность может служить признаком для дифференциации штаммов.
4. Намечается некоторая корреляция между биохимической активностью и вирулентностью штаммов, что может быть использовано в дальнейшем при отборе вирулентных штаммов.



5. При облучении ультрафиолетовыми лучами отмечена люминесценция всех штаммов. Намечается некоторая зависимость между люминесценцией штаммов сиреневым цветом и их вирулентностью.
6. Опыты перекрестного заражения показали, что биохимические изменения у штаммов *B. bassiana* имеются, а культурально-морфологические изменения не отличаются.
7. В результате пассажа скорость роста штаммов на искусственных средах замедляется, что объясняется, вероятнее всего, усилением паразитических свойств гриба.

### Литература

Кашкин П. Н. (1954). Дерматомикозы. — Рубинштейн Ю. И. (1956). Люминесценция грибов *Fusarium sporotrichella*. Микробиология, XXV, 2. — Суздальская М. В. (1958). Белая мускардина вредной черепашки. Тр. Всес. инст. защ. раст., 9. — Benham R. W., I. L. Miranda. (1953). The genus *Beauveria*, morphological and taxonomical studies of several species and of two strains isolated from wharfpillina borers. Mycologia, 45, 5.

Всесоюзный институт
защиты растений,
Ленинград.

(Получено 10 VI 1963).

---

УДК 581.145 : 582.542

**А. П. Петров и Л. И. Шабалин**

## О СУТОЧНОЙ РИТМИКЕ ЦВЕТЕНИЯ ЗЛАКОВ В СВЯЗИ С РОСТОВЫМИ ПРОЦЕССАМИ

С 2 рисунками

Вскоре после полудня часто наблюдается депрессия важнейших физиологических процессов растений — фотосинтеза, транспирации и роста.

У луговых, степных и хлебных злаков имеются две волны цветения — утренняя и вечерняя и две паузы — полуденная и полуночная (Пономарев, 1960а, 1960б). А. Н. Пономарев отмечает, что температура является ведущим экологическим фактором цветения. У ржи в солнечные дни с переменной облачностью незначительные колебания температуры (0.2—0.5°) вызывали многократные вспышки цветения, а искусственным затенением участка поля полотном удавалось вызвать усиление цветения. У пшеницы, ячменя и овса благоприятствует цветению и высокая относительная влажность воздуха при достаточно высокой температуре. У одного из видов ковылей снижение влажности почвы вызывает резкое увеличение количества клейстогамных цветков.

Пономарев (1960а, 1962) описал замечательное явление взрывчатого и порционного (серия взрывов) цветения некоторых злаков, цветущих после полудня, когда «внезапно происходит массовое, стремительное и одновременное раскрывание цветков у подавляющего большинства генеративных особей данного вида» (1962 : 1437). У утренних и ночных злаков взрывчатости цветения не отмечено. У кукурузы под Харьковом раскрывание тычиночных цветков происходило главным образом между 8—11 часами утра, с депрессией около 13—14 часов и с незначительным усилением цветения около 15 часов (Кулешов, 1955). Получается двухвершинная, хотя и резко асимметричная кривая дневного хода цветения, напоминающая такие же кривые фотосинтеза или транспирации.

Изучение ритмики цветения важно не только для селекционной практики. Нельзя сомневаться в том, что физиологические процессы в растительном организме взаимосвязаны (Курсанов, 1960) и каким-то образом координируются (Петров, 1961). Если это так, то волны или взрывы цветения можно рассматривать как яркое выражение наступившего в данное время улучшения функционального состояния организма. Перерывы в распускании цветков при порционном цветении, послеполуденная депрессия в цветении, отмечавшаяся еще Кернером фон Марилауном и позднейшими исследователями (Кулешов, 1955), по-видимому, свидетельствуют не только об ухудшении внешних условий, но и об изменении внутреннего физиологического состояния растений. Приводимые нами материалы показывают, что суточный ход цветения злаков определенным образом связан с ритмикой роста, хотя эта связь и не является функциональной. Как известно, на ростовых процессах сильно сказывается состояние водного обмена (Алексеев, 1937; Максимов, 1939).

Рост изучался в полевых условиях ауксонографическим методом (Попов, 1960). Очень простой прибор ауксонограф состоит из барабана метеорологического самописца с часовым механизмом и укрепленного на стойке рычажка с волоском на одном конце и противовесом (или пружиной) на другом. К рычажку на определенном расстоянии от оси привязывается капроновая нить, другим концом прикрепленная к верхушке листа. Волосок чертит кривую роста на закопченной бумаге барабана с пятикратным увеличением. Масштаб записи в горизонтальном направлении также увеличен сменой зубчатых колес. Наши самописцы делали один оборот за 6 часов вместо суток. Бумагу фиксировали спиртовым раствором канифоли. Приросты затем изме-

ряли при помощи специально изготовленной масштабной целлулоидной палетки, накладываемой на фиксированную бумагу.

Ход распускания цветков отмечался через каждые 30—60 минут по двум-трем отобранным растениям кукурузы, находящимся вблизи от тех, на которых записывался рост, или же по 10 соцветиям — у луговых злаков. Сведения о погоде получены от соседних метеорологических станций, ведущих наблюдения с часовыми интервалами.

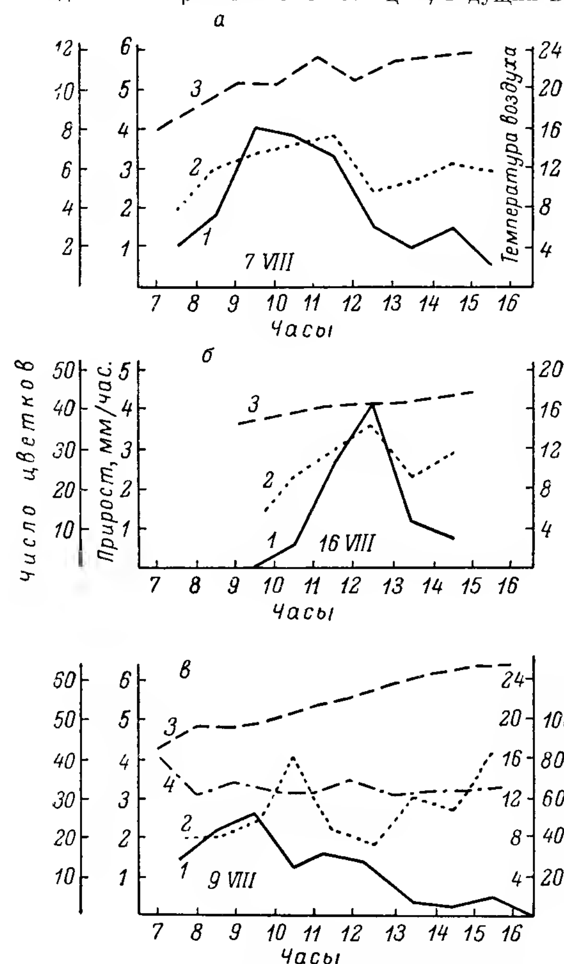



Рис. 1. Дневной ход роста и распускания цветков у кукурузы.

1 — число распустившихся цветков; 2 — прирост за 1 час; 3 — температура воздуха; 4 — относительная влажность. Остальные обозначения в тексте.

Данные наблюдений над распусканием цветков и ходом роста кукурузы приведены на рис. 1; наиболее простая и ясная зависимость указанных процессов выявляется по наблюдениям 16 VIII (*б*). Ход кривой цветения полностью совпадает с ходом роста, однако после 2 часов дня цветение уменьшается, а рост начинает усиливаться. Кукуруза в наших условиях, как правило, интенсивно растет вечером, а ночью рост постепенно ослабевает в связи с понижением температуры к утру.

Такая же зависимость между цветением и ростом наблюдалась и 7 VIII (рис. 1, *а*), но с некоторыми особенностями в деталях в этот более теплый день. Максимум цветения отмечен между 9 и 10 часами, а максимум роста позднее — между 11 и 12 часами. Затухание цветения начинается раньше, чем снижение прироста. По-видимому, меристематическая ткань, хорошо защищенная у кукурузы многими свернутыми основаниями более старых листьев, позднее реагирует на ухудшение условий, чем растущие части раскрывающихся цветков, метелки, свободно раскачивающейся на ветру.

Следует отметить быстрое затухание цветения после 15 часов при слабом торможении роста в это время. В остальном кривые сходны между собой.

Данные за 9 VIII, в теплый день, с температурой воздуха до 24.7° в 16 часов, также своеобразны (рис. 1, *в*). Пик кривой роста отстает на 1 час от пика цветения по вполне понятной причине — лучшей защищенности меристемы по сравнению с распускающимися цветками. Вечернее затухание цветения, свойственное кукурузе, совпадает с началом вечернего ускорения роста, также обычным у этого растения в теплые дни. Отрезки кривых между 13 и 15 часами подобны, но масштабы изменений разные. Вызывает интерес наличие 2-й волны цветения в период 10—13 часов, хотя подобной волны вовсе нет на кривой роста. Это можно объяснить, по-видимому, тем, что к 12 часам отмечено повышение относительной влажности воздуха по сравнению с тем, что наблюдалось в 10 или 11 часов. Может быть, это повышение началось немного раньше и осталось незамеченным при часовых интервалах между метеорологическими наблюдениями. Вполне вероятно, что подготовившиеся к распусканию цветки очень скоро «почувствовали» небольшое улучшение влажности воздуха, что совершенно не сказалось на глубоко расположенной меристеме.

Когда кривые дневного хода двух процессов — распускания цветков и роста — изменяются согласованно, мы можем предполагать о тесной связи, корреляции явлений, зависящих, может быть, от какой-то общей причины, например от состояния водного обмена. Как известно, при раскрывании цветков злаков происходит стремительный рост тычиночных нитей и набухание лодикул, что возможно лишь при усиленном притоке воды к ним. Ростовые процессы в меристемах также чувствительны к недостатку влаги. Однако цветение и рост не всегда изменяются параллельно; 1-е отличается большей чувствительностью к состоянию атмосферных факторов,



чем 2-е. В теплые дни уже самое небольшое повышение относительной влажности воздуха стимулирует цветение кукурузы (рис. 1, *в*), в холодные же дни явная депрессия цветения наступала в ответ на небольшое снижение температуры. Эти колебания мало сказываются на росте.

Рис. 2, *а* показывает дневной ход роста и цветения костра безостого *Bromus inermis* Leyss. в пойме р. Малой Кокшаги вблизи г. Йошкар-Ола. Костер начинает цвести после полудня. Волны цветения вполне совпадают с волнами роста. Как и у кукурузы, отмечено (27 VI) запаздывание вершины волны роста от пика волны цветения.

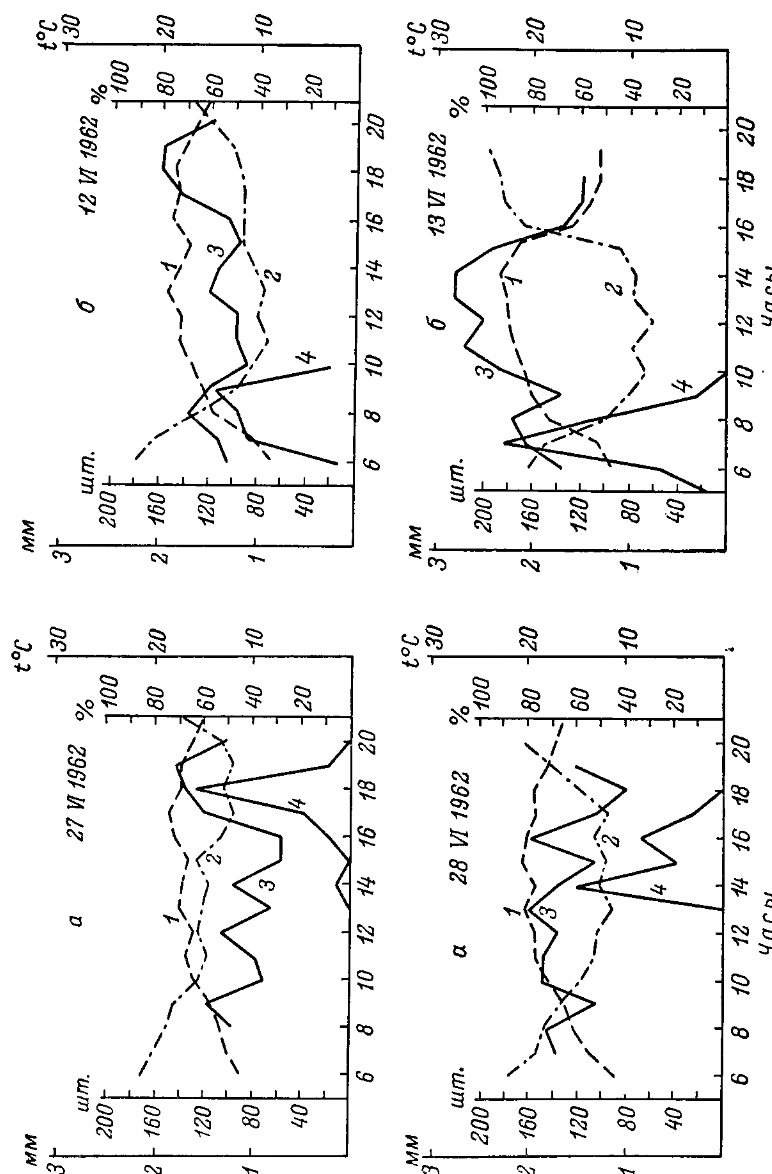



Рис. 2. Дневной ход роста и распускания цветков у костра безостого и лисохвоста лугового.

1 — температура воздуха; 2 — относительная влажность; 3 — прирост за 1 час; 4 — число распустившихся цветков. Остальные обозначения в тексте.

Лисохвост *Alopecurus pratensis* L. цветет утром (рис. 2, *б*). В это время записана и волна усиления роста. В середине дня и к вечеру рост происходит еще энергичнее, а цветения вовсе нет, по-видимому, в связи с понижением влажности воздуха (днем) и температуры (вечером).

Вопросы физиологии и экологии цветения заслуживают специального изучения. Имеющиеся данные позволяют высказать некоторые соображения, которые могут быть учтены при организации таких исследований.

Исключительный интерес представляют исследования О. М. Трубецковой (1962). Оказалось, что температурный коэффициент активной подачи воды корнями необычайно высок. В интервале 10—30° $Q_{10}$=5—7. Даже при повышении температуры на 4—6° скорость поглощения воды увеличивается в 2—3.6 раза. Мы учитываем, что эти величины относятся лишь к реакции корней в период, непосредственно следующий

за повышением температуры. Температура почвы в течение суток изменяется по синусоидальной кривой, причем чем глубже расположен слой почвы, тем позже наступает суточный минимум. Под Павловском в летние дни суточный минимум температуры почвы на глубине 10 см наступал около 8 часов утра, а на глубине 20 см — лишь в 12—14 часов (Тверской, 1951).

Корни костра безостого, мезофита, растущего в пойме в более дренированных условиях, уходят глубоко в почву (Смелов, 1957). Лисохвост луговой — гидромезофит, растет на более влажных почвах и коренится не так глубоко, как костер.

Костер в районе г. Йошкар-Ола цветет тогда, когда устанавливается наиболее высокая суточная температура воздуха (после полудня) и успевают прогреться более глубокие и влажные слои почвы (20—30 и более см). По-видимому, в это время значительно улучшается водоснабжение растения, доходящее не только до меристем и листьев, но и до верхушечного соцветия. Однако цветение костра очень чутко реагирует и на небольшое повышение влажности воздуха (рис. 2, *а*).

Лисохвост цветет около 8—10 часов утра. Днем цветению препятствует низкая относительная влажность воздуха (рис. 2, *б*), не сказывающаяся заметно на деятельности защищенных интеркалярных меристем. 28 VI наблюдалось сильное повышение влажности воздуха к вечеру, но одновременно резко снизилась температура. По-видимому, у лисохвоста лишь утром, при более высокой влажности воздуха и прогревании поверхностных слоев почвы, создаются условия хорошего водного обмена, вызывающие не только усиление роста, но и стимулирующие цветение. Суточные ритмы цветения различных злаков следует изучить и в связи с особенностями свойственных им местообитаний. Очень интересен в этом отношении тростник с его явными ксероморфными чертами, корни которого находятся при относительно низкой температуре субстрата.

Рост злаков несомненно усиливается при улучшении водоснабжения, для цветения же их этого недостаточно. Необходимо еще благоприятное состояние атмосферных факторов: достаточно высокая температура и влажность воздуха. Согласованный ход кривых роста и цветения наблюдается лишь в последнем случае, т. е. при достаточной влажности воздуха. При менее благоприятных атмосферных условиях цветение злаков прекращается, а рост может еще происходить благодаря лучшей защищенности их интеркалярных меристем.

### Литература

Алексеев А. М. (1937). Физиологические основы влияния засухи на растение. Уч. зап. Казанск. гос. унив. 97, 5—6. — Кулешов Н. Н. (1955). Ботаническое описание кукурузы. Зап. Харьковск. с.-х. инст., XI. — Курсанов А. Л. (1960). Взаимосвязь физиологических процессов в растении. Тимирязевские чтения, XX. — Максимов Н. А. (1939). Подавление ростовых процессов как основная причина снижения урожаев при засухе. Усп. соврем. биолог., 11, 1. — Петров А. П. (1961). Материалы к познанию процессов водного обмена у кукурузы. В сб.: Научн. конфер. 1960 г. Казанского гос. пед. инст. — Пономарев А. Н. (1960а). Экология цветения и опыления злаков. Научн. доклады высш. школы. Биолог. науки, 1. — Пономарев А. Н. (1960б). Суточный ритм и экология цветения и опыления костра безостого *Bromus inermis* Leyss. Научн. доклады высш. школы. Биолог. науки, 3. — Пономарев А. Н. и Т. П. Трубачева. (1962). Взрывчатое и порционное цветение злаков. ДАН СССР, 146, 6. — Попов Н. Н. (1960). Рост кукурузы в связи с некоторыми метеорологическими факторами. В сб.: Научн. конфер. 1960 г. Казанского гос. пед. инст. — Смелов С. П. (1947). Биологические основы луговодства. — Тверской П. Н. (ред.). (1951). Курс метеорологии. — Трубецкова О. М. (1962). Влияние температуры на активное и пассивное поглощение воды корневой системой растения. В сб.: Физиология древесных растений.

Казанский
педагогический институт.

(Получено 1 IV 1963).

---

УДК 581.137 : 582.28

**С. Ф. Негруцкий**

## О СОСУЩЕЙ СИЛЕ ГРИБА *FOMITOPSIS ANNOSA* (Fr.) KARST.

В познании степени устойчивости грибов к некоторым неблагоприятным внешним факторам (пониженной влажности субстрата, низким температурам, засоленности и др.) большое значение имеет выяснение величины сосущей силы мицелия, регулирующей поступление в организм гриба питательных веществ и свидетельствующей о диапазоне приспособленности грибов как к паразитному, так и к сапрофитному существованию.

Насколько нам известно, опыты по определению сосущей силы у мицелия трутовых грибов (сем. *Polyporaceae*), вызывающих быстрое разрушение древесины, еще не проводились.



Объектом нашего исследования был избран трутовый гриб *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst., известный под названием «корневой губки» и являющийся одним из наиболее опасных и распространенных вредителей хвойных пород.

Первая часть наших экспериментов заключалась в определении верхнего предела осмотического давления внешнего раствора, который способен выносить мицелий *F. annosa*, оставаясь в жизнедеятельном состоянии. С этой целью мицелий гриба вначале инокулировался на агаро-пептонную среду, находившуюся в эрленмееровских колбах, а после разрастания мицелия, т. е. спустя 15 суток, в колбы вносилось по 50 мл стерильного раствора глюкозы различной концентрации. В контрольные колбы вносилось по 50 мл дистиллированной воды. Осмотическое давление приготовленных растворов в различных вариантах опыта составляло: 5.6 атм., 11.2, 22.4, 44.8, 67.2, 89.6 и 112.0 атм. Величина осмотического давления исчислялась по газовой формуле (Вальтер и др., 1958). Все опытные колбы (по 3 в каждом варианте) помещались в условия рассеянного света с температурой 20—22°. По истечении 1, 10 и 20 суток пребывания мицелия в указанных растворах глюкозы производилась инокуляция гриба на питательные среды, находившиеся в пробирках. Наблюдения за инокулированными культурами показали, что мицелий, находившийся в течение 1—20 суток в растворах глюкозы с различным осмотическим давлением, через 2—3 дня начинал быстро разрастаться на питательных средах, причем сколько-нибудь заметного различия в скорости роста в зависимости от вариантов опыта не было.

Способность гриба, находившегося в течение 20 суток в растворе с осмотическим давлением 112 атм., оставаться в жизнедеятельном состоянии и нормально развиваться при пересеве на питательную среду свидетельствует о наличии у *F. annosa* хорошо выраженной приспособленности; он успешно противостоит продолжительному воздействию даже очень высоких осмотических давлений внешнего раствора.

Дальнейшие опыты заключались в определении величины сосущей силы гриба. С этой целью мицелий *F. annosa* инокулировался на питательные среды, осмотическое давление которых было равно указанным выше величинам давления (5.6 атм., 11.2, 22.4, 44.8, 67.2, 89.6 и 112.0 атм.). Наблюдения за состоянием культур велись в течение 30 суток. Первые признаки начала роста мицелия появились спустя 2—3 суток после инокуляции на средах с осмотическим давлением 5.6—11.2 атм. Рост гриба на среде с осмотическим давлением 22.4 атм. начался через 4—5 суток после начала опыта; на среде с осмотическим давлением 44.8 атм. рост стал заметен через 7 суток, а на среде с осмотическим давлением 67.2 атм. — лишь спустя 15 суток. Значительное торможение ростовых процессов мицелия на питательных средах с высоким осмотическим давлением являлось следствием резкого уменьшения разницы между величиной сосущей силы гриба и осмотическим давлением питательных сред. На питательных средах с еще более высоким осмотическим давлением, от 89.6 атм. и выше, рост гриба в течение всего периода наблюдений не обнаруживался.

Из этого следует, что величина сосущей силы *F. annosa* находится между 67.2 и 89.6 атм., а поскольку диапазон значений между указанными величинами достаточно значителен, было приготовлено 10 питательных сред со следующим осмотическим давлением: 67.2 атм., 69.4, 71.6, 73.8, 76.0, 78.2, 80.4, 82.6, 84.8, 87.0 и 89.2 атм., т. е. в каждой последующей среде осмотическое давление было бо́льшим на 2.2 атм. Эти питательные среды затем инокулировались мицелием и выдерживались в условиях, аналогичных предыдущим опытам.

Первые признаки роста *F. annosa* были отмечены через 15 суток с момента инокуляции на средах с осмотическим давлением 67.2—69.4 атм. На 17-е сутки рост мицелия был обнаружен на средах с осмотическим давлением 71.6—73.8 атм.; через 19 суток — на средах с осмотическим давлением 76.0—78.2 атм., а после 22 суток — на средах, имевших осмотическое давление 80.4—82.6 атм.

Таким образом, максимальное осмотическое давление питательной среды, при котором был возможен рост гриба, оказалось равным 82.6 атм. На питательных средах с осмотическим давлением 84.8—89.2 атм. никаких признаков роста гриба в течение 30 дней наблюдения не было обнаружено. Небольшое различие в численном значении между вариантами с осмотическим давлением 82.6 и 84.8 атм. позволяет определить с достаточно высокой точностью величину сосущей силы гиф *F. annosa* как равную 83.7 атм.

Как видим, сосущая сила мицелия *F. annosa* во много раз превышает осмотическое давление клеток древесных растений, обычно находящееся в пределах 10—20 атм.

Способность *F. annosa* легко выдерживать продолжительное воздействие очень высокого осмотического давления при большой сосущей силе в сочетании с повышенной устойчивостью корневой губки к низким температурам (Негруцкий, 1962) обусловливает высокую приспособленность гриба к выживанию в неблагоприятных внешних условиях, делает возможным длительное сохранение мицелия в жизнедеятельном состоянии и облегчает проникновение его в корневые системы деревьев при их заражении.

### Литература

Вальтер О. Г., Л. М. Пиневич, О. Д. Варасова. (1957). Практикум по физиологии растений с основами биохимии. — Негруцкий С. Ф. (1962). Роль температуры в развитии гриба *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. Бот. журн., 3.

Сельскохозяйственный институт,
г. Луганск.

(Получено 13 II 1963).

УДК 581.43 : 582.982

В. А. Гуляев

# ЗАЛОЖЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ БОКОВЫХ КОРЕШКОВ У НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ сем. ТЫКВЕННЫХ

С 2 рисунками

Заложение боковых корешков у тыквенных изучалось неоднократно. Янчевский (Janczewski, 1874) пришел к заключению, что у представителей *Cucurbitaceae* и *Leguminosae* (*Papillionaceae*) из производных перицикла образуется лишь центральный цилиндр бокового корешка, тогда как периблема и дерматоген формируются за счет делений в эндодерме и в двух-трех соседних с нею слоях клеток материнского корня. Несколько позже Лемэр (Le Maire, 1886) нашел, что возникновение придаточных корней на стеблях бобовых происходит аналогичным образом. На основании собственных наблюдений и главным образом данных Янчевского Лемэр постулировал наличие особого типа формирования боковых корней, свойственного бобовым и тыквенным.

Ван Тигем и Дулио (Van Tieghem et Douliot, 1886) опровергли, однако, существование этого особого типа, показав, что все три основные зоны меристемы бокового корня (плерома, периблема и дерматокалиптроген) образуются исключительно из производных перицикла материнского корня. Процесс заложения бокового корня описан ими довольно подробно, но рисунки в их статье отсутствуют. Более чем полвека спустя, в работах Уайтинг (Whiting, 1938) и Хаффорда (Hufford, 1938), снова разбирается тот же вопрос, причем оба автора высказываются в пользу воззрений Янчевского.

Ниже будут изложены результаты переисследования формирования корней второго порядка у некоторых тыквенных, проведенного мною в 1957—1958 гг.

Для проведения настоящего исследования из лаборатории бахчевых культур Всесоюзного института растениеводства (ВИР) были получены семена следующих видов:

1. *Cucurbita maxima* Dcne. 'Серая Волжская' (1916),
2. *Cucurbita pepo* L. 'Мозолеевская' (2730),
3. *Citrullus colocynthis* Schrad. (420),
4. *C. vulgaris* Schrad. 'Победитель 395' (3529),
5. *Melo agrestis* Pang. (1401),
6. *M. zard* Pang. 'Кой-баш' (3054).

В скобках приведены номера по каталогу ВИРа.

Семена проращивались в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при температуре около 30°, а затем подрастали над водой, чтобы получить достаточно прямые корни длиной не менее 5 см. Отрезки корней 6—8 мм длиной фиксировались хромацетоформолом 10 : 4 : 1, после промывки обычным способом обезвоживались и через ксилол заключались в парафин. Продольные и поперечные срезы толщиной 7 μ окрашивались железным гематоксилином.

Зарисовки выполнены при увеличениях 350× (рис. 1) и 700× (рис. 2), при печати уменьшены в 2.6 раза.

---

У всех исследованных видов первые признаки заложения корней второго порядка удается заметить на расстоянии около 1 мм от кончика корня (включая чехлик). На этом уровне практически все клетки еще сохраняют меристематический характер, но границы центрального цилиндра отчетливо выражены. В каждом из четырех флоэмных пучков видны две или три (у *Citrullus*) ситовидные трубки протофлоэмы. Протоксилема дифференцируется позже, на расстоянии 1.8—2 мм от кончика, однако о месте первых сосудов в описываемой зоне можно судить по расположению их материнских клеток. Перицикл над группами флоэмы однослойный, его клетки выделяются более крупными размерами и темной окраской. Против лучей ксилемы количество слоев перицикла у тыкв увеличивается до четырех; клетки его здесь мельче и почти не отличаются по окраске от соседних клеток центрального цилиндра и первичной коры. У остальных число слоев перицикла лучей ксилемы может варьировать от одного-двух (*Citrullus*) до двух-трех (*Melo*).

Эндодерма не выражена. Большинство клеток коры, непосредственно прилегающих к перициклу, долгое время продолжает делиться тангентальными перегородками. Поэтому в дальнейшем описании под эндодермой будет подразумеваться просто самый внутренний слой клеток коры, лишенный морфологических признаков эндодермы.

Заложение боковых корней происходит только против лучей ксилемы и начинается серией тангентальных делений во внешнем слое перицикла. Одновременно и часто даже более усиленно происходят деления тангентальными перегородками



клеток «эндодермы» (рис. 1, *2—3*). Однако эти деления непосредственно не связаны с заложением корневого зачатка, поскольку они не приурочены сколько-нибудь к месту его появления.

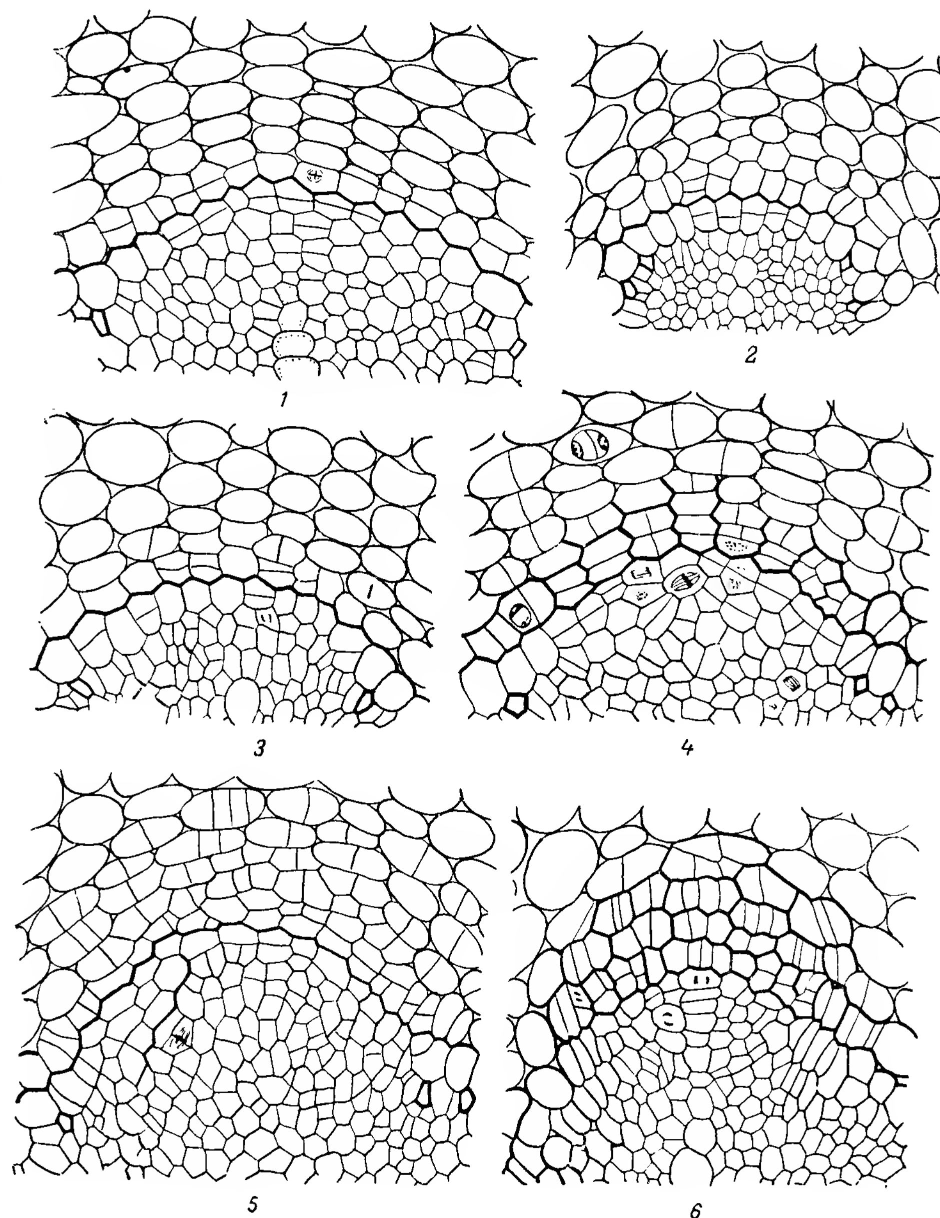



Рис. 1. Заложение корня второго порядка у тыквенных.

*1* — *Cucurbita maxima* Dcne. Деление клеток перицикла тангентальными перегородками; антиклинные деления клеток первичной коры еще отсутствуют. (142 μ от кончика корня); *2* — *Citrullus colocynthis* Schrad. Заложение корнеродной дуги; отдельные деления клеток эндодермы. (1050 μ от кончика корня); *3* — *Melo zard* Pang. Первые периклинальные деления перицикла сопровождаются делением прилежащих слоев коры. (1309 μ от кончика корня); *4*, *5* — *Cucurbita maxima* Dcne. Дальнейшее развитие зачатка; дилатация и деление клеток коры радиальными перегородками. (Расстояния от кончика корня 1526 и 2107 μ соответственно); *6* — *Melo zard* Pang. Начало формирования зачатка корешка; обратить внимание на ориентацию делений клеток. (1826 μ от кончика корня).

Деления внутренних слоев перицикла сопровождаются отдельными антиклинными делениями во внешнем слое. В результате возникает бугорок меристемы — зачаток корешка. Дальнейшее увеличение размеров зачатка связано с растяжением (дилатацией) клеток внутренних слоев коры и интенсивным делением их радиальными перегородками (рис. 1, *4*, *5*). Иногда можно наблюдать и периклинальные деления в клетках коры, но почти всегда можно установить, что они предшествовали антиклинным. Различие в ориентации вновь образовавшихся клеточных стенок позволяет избежать

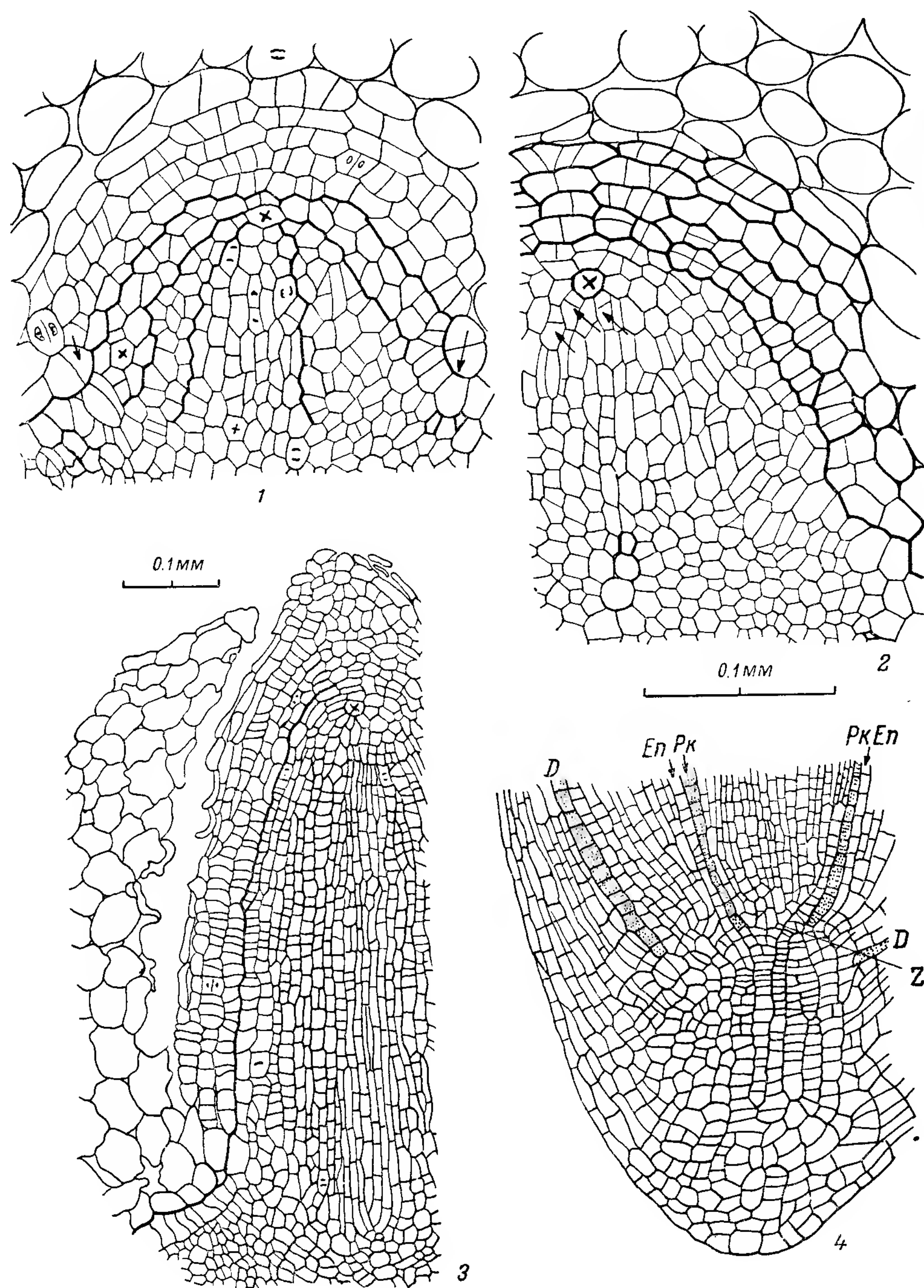



Рис. 2. Формирование бокового корня у *Cucurbita pepo* L.

1 — обособление гистогенных областей зачатка (2170 µ от кончика корня); кармашек, образованный тремя слоями клеток коры, четко отграничивается от меристемы зачатка. *Крестиком* отмечена центральная клетка; 2 — обособление инициальных клеток дерматогена и периблемы (2632 µ от кончика). *Стрелками* показаны делящиеся клетки плеромы за центральной клеткой; 3 — зачаток бокового корешка вскоре после прорыва коры материнского корня (около 7 мм от кончика корня). Начало формирования колумеллы; 4 — продольный разрез корешка зрелого зародыша. *Z* — центральная клетка, *D* — дерматоген, *En* — эндодерма, *PK* — перицикл (Guttenberg и др., 1955).

ошибок при разграничении комплексов клеток, возникших из перицикла и внутренних слоев первичной коры.

Увеличение зачатка в длину происходит за счет роста и деления клеток, обязанных своим происхождением внутренним слоям перицикла. Из этих клеток слагаются меристематические зоны, дающие начало первичной коре и центральному цилиндру основания бокового корешка; ризодерма этой его части образуется из внешнего слоя перицикла.

Ризодерма (и корневой чехлик), первичная кора и центральный цилиндр концевой части бокового корешка формируются уже благодаря деятельности соответствующих гистогенов, заложение инициальных групп которых можно проследить у зачатков, расположенных далее 1.8—2 мм от кончика материнского корня. Срединная клетка корнеродной дуги, делясь периклинально, образует две клетки, внешняя из которых функционирует первое время как инициальная клетка дерматокалиптрогена, а внутренняя, по-видимому, может быть отождествлена с центральной клеткой (Guttenberg, 1940) (рис. 2, *1*, *2*). За счет деления центральной клетки на этом этапе происходит увеличение числа клеток периблемы. Плерома пополняется инициальными клетками, расположенными за центральной клеткой (рис. 2, *2*). Начало формирования колонки (колумеллы) можно наблюдать у корешков, прорвавших кору материнского корня (рис. 2, *3*). Строение, типичное для растущего корня, приобретается позже (рис. 2, *4* — см. Guttenberg, 1947).

Таковы в общих чертах основные этапы формирования боковых ответвлений главного корня проростков исследованных видов.

Из приведенного краткого описания и прилагаемых рисунков можно видеть, что наблюдения Ван-Тигема и Дулио несравненно более точны, нежели позднее опубликованные данные Уайтинг и Хафорда. Поводом к ошибочным заключениям послужило, по-видимому, то, что заложение боковых корешков у тыквенных происходит очень рано, совпадая с началом дифференциации проводящих тканей. Поскольку этот процесс наблюдается, когда клетки материнского корня в основной массе еще не утратили меристематического состояния, начало интенсивных делений в перицикле индуцирует митозы в нескольких слоях клеток коры, а не только в эндодерме, как у растений с более поздним ветвлением корня. На рис. 1 (*5* и *6*) особенно отчетливо видно, что центром этой индукции является середина внешнего слоя перицикла. По этой же причине эндодерма еще не приобретает присущей ей морфологической структуры к моменту заложения боковых ответвлений, и не всегда ее производные достаточно четко (особенно вначале) отличимы от производных перицикла.

В работе Уайтинг, кроме того, произвольно указано положение верхушечной меристемы бокового корешка. На ее рисунках в этом месте, вопреки подписи, изображены клетки кармашка. Произвольное толкование наблюдаемых картин привело, как и следовало ожидать, к ложным выводам.

Таким образом, тыквенные не представляют исключения из общего правила. Несмотря на меристематическое состояние соседних клеточных комплексов, заложение боковых корешков остается привилегией перицикла. Поэтому можно считать раннее ветвление корня у представителей *Cucurbitaceae* вторичным приспособительным признаком, на функции перицикла не повлиявшим.

## Литература

Guttenberg H., von. (1940). Der primäre Bau der Angiospermwurzel. Handb. d. Pflanzenanat., 8, II 3. — Guttenberg H., von. (1947). Studien über die Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. Planta, 35 : 360—396. — Guttenberg H., v., J. Burmeister u. H.-J. Brosell. (1955). Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. II. Planta, 46 : 113—153. — Hufford G. N. (1938). Development and structure of the watermelon seedling. Bot. Gaz., 100 : 100—122. — Janczewski E. (1874). Recherches sur le développement des radicelles dans les Phanerogames. Ann. sci. nat., Bot. (Paris), 5 sér., 20 : 208—233. — Le Maire A. (1886). Recherches sur l'origine et le développement des racines laterales chez les Dicotylédones. Ann. sci. nat., Bot. (Paris), 7 sér., 3 : 163—274. — Van Tieghem Ph. et H. Douliot. (1886). Origine des radicelles et des racines latérales chez les Légumineuses et les Cucurbitacées. Bull. Soc. bot. de France, 33 : 494—501. — Whiting A. (1938). Development and anatomy of primary structures in the seedling of *Cucurbita maxima*. Bot. Gaz., 99 : 497—528.

Всесоюзный институт
растениеводства.
Пушкинские лаборатории,
г. Пушкин.

(Получено 15 II 1962).

УДК 561.33/34 (479)

А. Л. Абрамова и И. И. Абрамов

## О БРИОФЛОРЕ ЧАУДИНСКОГО ВОЗРАСТА НА КАВКАЗЕ

В настоящее время убедительно показана возможность палеобриологической характеристики не только торфянистых отложений четвертичного возраста, но и минеральных толщ третичного времени.

В связи с этим на очередь с неизбежностью встал вопрос об увеличении числа местонахождений ископаемых бриофлор на территории СССР и о более полном выявлении видового состава мхов отдельных местонахождений и возрастных флор.

В первом случае уточняются представления о географических закономерностях распространения отдельных видов мхов и тем самым создаются реальные исторические предпосылки для выяснения генезиса бриофлоры отдельных областей. Во втором же, благодаря использованию индикаторных свойств мохового покрова расширяются возможности реконструкции растительности прошлого с установлением ее ценотических особенностей.

Именно поэтому значительный интерес приобретают повторные сборы ископаемых мхов из одних и тех же или из близко расположенных одновозрастных обнажений. Такие материалы позволяют наряду с пополнением общего видового перечня определить долю участия отдельных видов. Повторяемость видов является хорошим показателем их устойчивости в составе бриофлоры, что существенно помогает при определении ее объема.

Единственное обнажение флороносных толщ чаудинского возраста известно сейчас на Кавказе, в Махарадзевском районе, на левом берегу р. Чахвата (бассейн р. Натанеби). С 1956 г. эти флороносные толщи в течение ряда лет изучались К. И. Чочиевой (1959, 1962), а мхи, отмытые из ее сборов, передавались нам для определения. Нами уже были опубликованы материалы о чаудинской бриофлоре Кавказа по результатам обработки сборов К. И. Чочиевой 1956 и 1957 гг. (Абрамова и Абрамов, 1959, 1960). Сейчас нами закончена обработка ее сборов 1958 г. и тем самым представляется возможность обобщить данные трехлетнего исследования ископаемой бриофлоры одного местонахождения.

Все обнаруженные здесь виды мхов мы приводим в следующей сводке, в соответствии с годом их сбора.

| 1956 г. | 1957 г. | 1958 г. |
|---|---|---|
| *Epipterygium tozeri.* | — | *Epipterygium tozeri.* |
| — | *Eucladium verticillatum.* | — |
| *Neckera complanata.* | — | *Neckera complanata.* |
| — | *Neckera* conf. *crispa* | *Neckera* conf. *crispa.* |
| *Thamnium alopecurum.* | *Thamnium alopecurum.* | — |
| — | *Isothecium myosuroides.* | — |
| *Isothecium myurum.* | — | — |
| — | *Clasmatodon parvulus.* | — |
| — | *Anomodon rugelii.* | *Anomodon rugelii.* |
| *Anomodon attenuatus.* | *A. attenuatus.* | *A. attenuatus.* |
| — | *A. viticulosus.* | *A. viticulosus.* |
| — | — | *A. longifolius.* |
| *Thuidium* aff. *philibertii?* | *Thuidium* conf. *philibertii.* | *Thuidium* conf. *philibertii.* |
| *Homalothecium philippeanum.* | — | — |
| — | — | *Homalothecium sericeum.* |
| *Pleuropus euchloron.* | — | *Pleuropus euchloron.* |
| *Brachythecium* sp. | *Brachythecium* sp. | — |
| *Eurhynchium pulchellum.* | *Eurhynchium pulchellum.* | *Eurhynchium pulchellum.* |
| — | — | *Eu. zetterstedtii.* |
| *Ctenidium molluscum.* | *Ctenidium molluscum.* | — |

Таким образом, сейчас число видов мхов, известных из чаудинских отложений, равно 20. За счет сборов 1958 г. общее число видов мхов этого местонахождения возрослов только на три: *Anomodon longifolius*, *Homalothecium sericeum* и *Eurhynchium zetterstedtii*. Однако новое убедительное подтверждение получило представление об устойчивости кавказской бриофлоры в своих видовых соотношениях в течение нижнечетвертичного и верхнетретичного времени. Чочиева (1962) отметила в исследованных ею флороносных слоях чаудинского горизонта 66 видов различных ископаемых растений, в том числе 16 видов листостебельных мхов по нашим определениям. Теперь этот список увеличивается до 70 видов.

Виды ископаемой чаудинской бриофлоры почти полностью идентичны современным. О преобладании ныне живущих видов как об одной из характерных особенностей чаудинской флоры писала также Чочиева (1962). В связи с этим представляет интерес совместное обнаружение в одном захоронении 2 видов рода *Homalothecium* и 4 видов рода *Anomodon* и вопрос о возможности их определения по ископаемым остаткам.



Установление принадлежности ископаемых образцов к роду *Homalothecium* обычно не вызывает затруднения, так как даже при сохранении тканей только нижней половины листьев признаков оказывается достаточно. К числу таких диагностических признаков относятся: глубокая продольная складчатость, узкие, линейные клетки пластинки листа и пористые широкие клетки основания, простая жилка. В то же время видовое определение и у современных образцов бывает затруднительным, в ископаемом же состоянии чаще всего сохраняются только отдельные обрывки ветвей с остатками главным образом оснований листьев. По существу же основным критерием при разграничении видов *Homalothecium sericeum* и *H. philippeanum* в стерильном состоянии является длина и место окончания жилки. У ископаемых образцов часто верхушка листа бывает разрушена и не всегда можно судить о характере окончания жилки. Занимаясь определением ископаемых мхов и сопоставляя образцы современных видов, хранящихся в большом количестве в гербарии Ботанического института АН СССР, нам удалось обнаружить различия в форме основания листьев у этих 2 видов.

Так, у листьев *H. philippeanum* основание с отогнутыми краями, углы основания листа слегка низбегающие, с гладкими краями, клетки углов основания менее многочисленные. У *H. sericeum* край основания листа плоский, углы основания закругленные, несколько ушковидные, по краю грубопильчатые, клетки углов основания многочисленные.

У видов рода *Anomodon* в ископаемом состоянии чаще сохраняются обрывки боковых веточек с остатками оснований листьев и с жилками, около которых сохраняется прилегающая часть пластинки листа. Определение же современных видов ведется по форме листа, о которой трудно судить при определении ископаемых остатков. Для видового разграничения в ископаемом состоянии четырех обычных европейских видов нам пришлось использовать другие признаки. Так, *Anomodon longifolius* вследствие своих более мелких размеров чаще встречается с листьями лучшей сохранности. Кроме того, этот вид хорошо отличается прозрачной пластинкой листа вследствие более прозрачной клеточной сети, только с одной папиллой над просветом клетки.

Другая группа *Anomodon*, в числе трех видов, имеет клетки листовой пластинки со многими папиллами над просветом и поэтому клеточная сеть листа у них не просвечивается. Разграничение этих видов между собой возможно в первую очередь по основанию листьев. *A. viticulosus* и *A. attenuatus* имеют листья с низбегающим основанием, а *A. rugelii* отличается от них ушковидным, не низбегающим основанием. Значительно труднее оказалось видовое определение *A. viticulosus* и *A. attenuatus*. Размеры клеток пластинки листа у этих видов заходящие, хотя клетки все же несколько мельче у *A. attenuatus*. Однако эти виды очень хорошо отличаются краем в основании листа. Край листа у *A. attenuatus* только папиллозный, тогда как у *A. viticulosus* край листа сильно крепулированный, и уже на выступающих вдоль края листа клетках сидят папиллы. Кроме того, стенки клеток близ жилки в основании листа *A. viticulosus* почти гладкие, а у *A. attenuatus* более утолщенные и сильно пористые. И в качестве еще одного дополнительного признака можно указать, что *A. viticulosus* имеет гладкий стебель, а у *A. attenuatus* стебель часто слабо бородавчатый.

### Литература

Абрамова А. Л. и И. И. Абрамов. (1959). Мхи из чаудинских слоев юго-западного Кавказа. Вестн. ЛГУ, сер. Геология и география, 6. — Абрамова А. Л. и И. И. Абрамов. (1960). О чаудинской бриофлоре юго-западного Кавказа. Ботан. матер. Отдела спор. раст., БИНа, 13. — Чочиева К. И. (1959). О флоре чаудинского горизонта. Тез. докл. VI научн. сессии Инст. палеобиологии. Тбилиси. — Чочиева К. И. (1962). Чаудинская флора Западной Грузии. Тр. Инст. палеобиологии, 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 VIII 1963).

---

УДК 581.142 : 582.632.1

Н. А. Корчагина

## СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СПОСОБА ПРОРАСТАНИЯ И ВНУТРЕННЕЙ МОРФОЛОГИИ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ БЕРЕЗОВЫХ

С 1 таблицей рисунков

Сравнительное исследование внутренней морфологии семян цветковых вызывает в настоящее время все возрастающий интерес. Уже сделаны обобщения известных данных о положении в семени, степени развития и форме зародыша ко времени опадения плодов и прорастания, о соотношении величины зародыша и эндосперма и об особенностях прорастания. Выявляются направления эволюции различных типов зародышей и оценивается уровень их эволюции в филогенетическом аспекте (Martin, 1946; Грушвицкий, 1961, 1962; см. также работы Е. С. Смирновой в Докладах ТСХА, 1960 г. и № 73, 1961 г.).

По положению зародыша в центре семени, букоцветные относятся Мартином к разделу «аксиальных» или центральных зародышей, а по размерам и степени расчлененности зародыша — к подразделу «олиственных» (foliate). В «фамильном древе филогении семян» Мартина, представляющем схему основных типов форм зародышей у различных семейств, «лопатовидный» («spatulate») тип зародыша, присущий *Alnus rugosa* и *Betula lenta*, «прикрывающий» тип («investing») у *Carpinus caroliniana*, *Ostrya virginiana*, *Corylus*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Quercus* и «складчатый» («folded») у *Fagus* занимают самое высокое положение.

По классификации И. В. Грушвицкого (1961), основанной на степени развития, качественных и функциональных особенностях зародыша, его количественных соотношениях с эндоспермом и способах его прорастания, *Quercus*, *Castanea*, *Pasania* и *Corylus* также относятся к самому продвинутому типу.

В то время как Мартин касается североамериканских представителей букоцветных, в настоящей статье описываются особенности зародышей и проростков некоторых березовых Евразии. Поскольку один и тот же тип зародыша, судя по схеме Мартина, встречается в силу конвергенции и параллелизма у далеко отстоящих семейств и порядков, то решение вопроса о направлении эволюции зародышей затрудняется. Поэтому большое значение для оценки уровня эволюции семян и зародышей приобретает исследование близкородственных представителей.

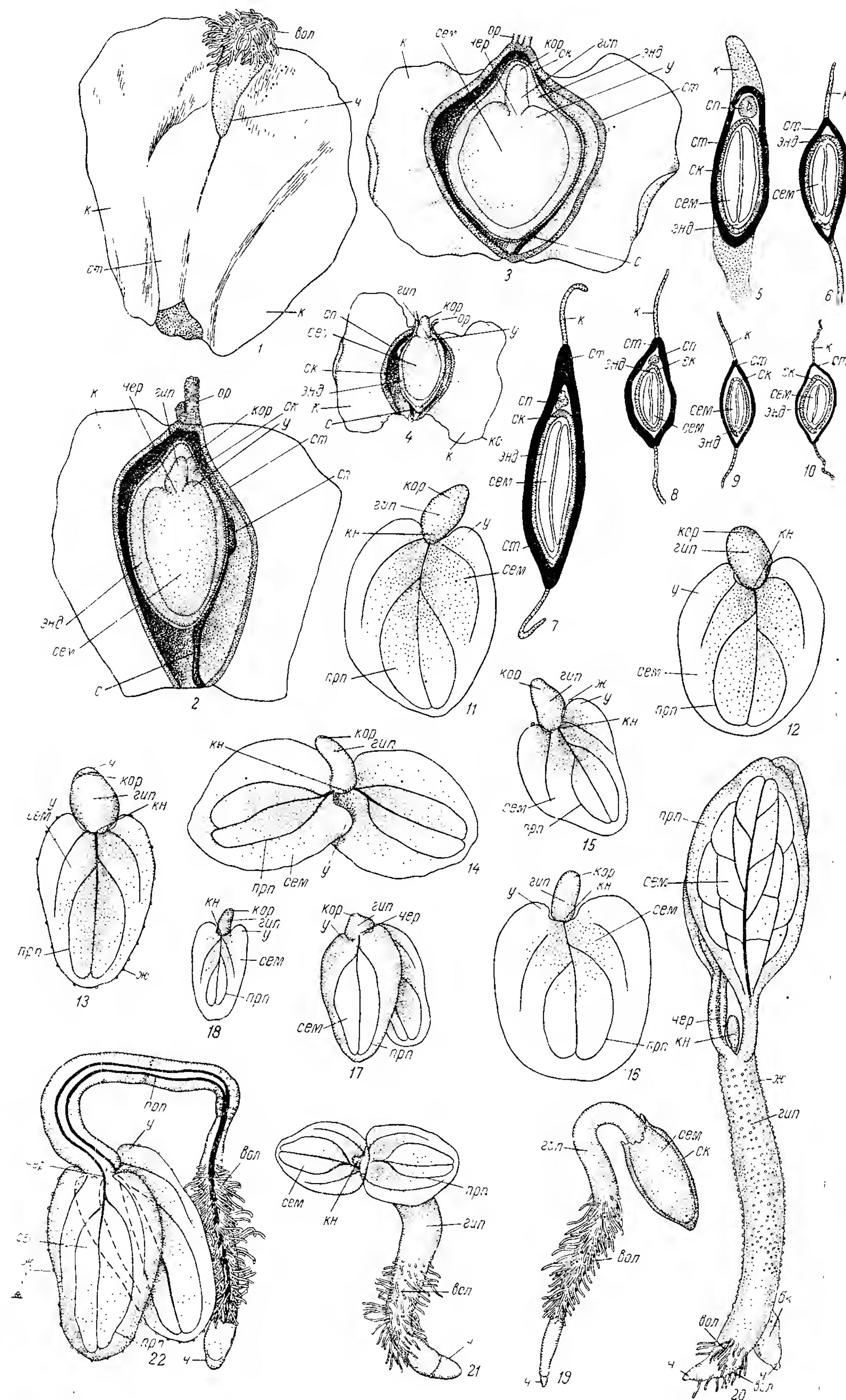
Наблюдения проводились как над более древними видами березовых [1] (*Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Betula ermani*, *B. costata*, *B. dahurica*), так и над более молодыми (*Alnaster fruticosus*, *B. pendula*, *B. oycoviensis*).

Для исследования внутренней морфологии семян этих видов использовались сборы сережек в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в течение 1962 г. Для проращивания двукрылые семянки тех же видов собирались в марте 1962 г. Плоды проросли как на свету, так и в темноте через 1—5 дней после замачивания. Проросли все плоды, в семенах которых был развит и не поврежден зародыш, что составило 5—15% от числа замоченных. На низкую всхожесть семян у березовых указывалось уже неоднократно (Бобров и Кузенева, 1936; Замятнин, 1951; Гроздов, 1952, и др.). С. Г. Навашин (1951) правильно объяснял это явление отсутствием оплодотворения или поражением семян паразитическими грибами и насекомыми.

Зрелый плод почти целиком заполнен семенем, а последнее зародышем, окруженным 2—3 слоями эндосперма. Дифференциация зародыша на 2 семядоли, апикальную меристему, гипокотиль и апекс корня заканчивается относительно быстро, за 20—25 дней, после чего наблюдается главным образом увеличение размеров зародыша, сопровождаемое уменьшением слоев клеток эндосперма. Еще ранее потребляется ткань нуцеллуса. По мере развития семени опустошаются клетки сочного эндокарпия. Рост зародыша в условиях лета 1961 г. закончился у *A. incana* примерно через 50 дней после первого деления зиготы, у наиболее древних видов березы — через 60—65 дней, у *B. oycoviensis* — через 40 дней. Остатки эндосперма сохраняются до прорастания плодов, во время которого содержимое его клеток полностью расходуется.

Зародыш у березовых прямой и занимает центральное положение в семени. Его семядоли простые, цельные, цельнокрайние, наиболее крупные у древних видов (см. таблицу, рис. *11—18*). Семядоли у видов ольхи и ольховника продолговато- или широкоэллиптические, у *A. incana* встречаются и яйцевидные. У *B. ermani* семядоли бывают от продолговатоэллиптических до округлых, у *B. dahurica* — округлые; у *B. costata*, *B. pendula*, *B. oycoviensis* — яйцевидные. Семядоли плосковыпуклые, относительно более мясистые у древних видов и более тонкие у молодых (*5—10*). Семядоли у всех видов имеют оттянутые вниз недлинные ушки, прикрывающие только верхнюю часть гипокотиля, отчего основание семядолей почти стреловидное.

[1] Объем порядка *Fagales* принят по «Флоре СССР» (Бобров и Кузенева, 1936); роды *Alnus* и *Alnaster* приняты по С. К. Черепанову, 1954.




*1* — *Alnus incana*, прорастающий плод; *2—4* — вскрытые зрелые плоды с семенем и зародышем: *2* — *Alnaster fruticosus*, *3* — *Betula ermani*, *4* — *B. oycoviensis*; *5—10* — поперечный разрез зрелого плода с семенем: *5* — *A. incana*, *6* — *A. fruticosus*, *7* — *B. ermani*, *8* — *B. costata*, *9* — *B. pendula*, *10* — *B. oycoviensis*; *11—18* — зародыши с удаленной семядолей: *11* — *A. glutinosa*, *12* — *A. incana*, *13* — *A. fruticosus*, *14* — *B. ermani*, *15* — *B. costata*, *16* — *B. dahurica*, *17* — *B. pendula*, *18* — *B. oycoviensis*; *19—22* — проростки: *19* — *A. fruticosus* с семядолями, заключенными в семени, вынутом из плода (3-дневный проросток), *20* — *A. incana* со сложенными семядолями (8-дневный), *21* — *B. costata*, с раздвинутыми семядолями и пирамидальным конусом нарастания (6-дневный), *22* — *A. fruticosus* — с просвечивающимися проводящими тяжами (16-дневный). (Рис. 19 — увел. 6.7, рис. 1—10 и 20 — увел. 13.3, рис. 11—18, 21 и 22 — увел. 20).

*Ст* — стенка плода; *ор* — основание рылец; *к* — крыло плода; *с* — семяножка; *сп* — недоразвитая вторая семяпочка; *ск* — семенная кожура; *энд* — остатки эндосперма; *сем* — семядоля; *у* — ушко семядоли; *чер* — зачаток черешка; *кн* — конус нарастания; *гип* — гипокотиль; *кор* — зачаточный корешок, прикрытый чехликом; *бк* — боковой корешок; *ч* — чехлик; *вол* — зона корневых волосков; *прп* — проводящий пучок; *ж* — головчатая железка.

Длина семядолей составляет 60—80% от длины всего зародыша. Благодаря крупным размерам семядолей создается большая поверхность их соприкосновения с эндоспермом. Это облегчает характерное для эмбрионального периода всасывание питательных веществ зародышем и преимущественно семядолями (Грушвицкий, 1961, 1963), чем и оправдывается их название «котиледон» — сосальце, присоска (Курсанов и др., 1950).

У зародышей можно наблюдать очень раннюю дифференциацию семядолей на эпидермис, палисадную и губчатую ткани со сложной сетью прокамбиальных тяжей. Но вследствие массивности семядолей даже толстые жилки заметны только после кипячения в глицерине, а тонкие — лишь на срезах.

Семядоли ольхи имеют короткий, но заметный зачаток черешка; еще короче он у древних видов березы, а у видов секции *Albae* семядоли почти сидячие. Черешки семядолей ольхи уплощенные, почти крылатые. Верхушечная почечка у зрелых зародышей представлена конусом нарастания, довольно низким у видов березы и более выпуклым у ольхи. Листовые бугорки отсутствуют до времени прорастания (*11—18*). В межсемядольной плоскости у основания апикальной меристемы у всех видов березовых имеются крупные головчатые железистые волоски на толстых ножках (Корчагина, 1964, рис. 3). Гипокотиль переходит в апекс корня, прикрытый чехликом. Наибольшей величины гипокотиль с апексом корня достигают у древних видов березы. В зависимости от соотношения длины и диаметра, форма их бывает от широко- до продолговато-обратнояйцевидной (*2—4, 11—18*).

Прорастают плоды березовых на поверхности почвы. При этом в самой верхней части плода происходит продольное расщепление перикарпия по спинным жилкам, а иногда и по брюшным швам. Очевидно, оно происходит под влиянием внутреннего давления и, по-видимому, ему мало препятствует относительно слабая лигнификация мезокарпия. Начинается прорастание с увеличения размеров семядолей и одновременно интенсивного удлинения гипокотиля. Корешок выходит наружу в области стилярного канала благодаря вскрыванию плода. Через 1—2 дня после наклевывания на корешке развивается зона корневых волосков. По мере изгибания гипокотиля, корешок проникает в почву, ветвится, проросток укореняется. На 7—9-й день после наклевывания гипокотиль выпрямляется, семядоли выносятся вверх, сбрасывают семенную кожуру и перикарпий, раздвигаются и принимают горизонтальное положение (*4, 1, 19—22*). Сходные сроки для прорастания были указаны для черной ольхи (Mc Vean, 1953). На 8—10-й день на корнях видов ольхи становятся заметны клубеньки с *Actinomyces*.

Одновременно с возобновлением роста пластинок семядолей растут черешки и изменяется форма основания семядолей. У *A. incana* и *B. dahurica* оно становится слабо сердцевидным (еще близким к стреловидному), у *A. fruticosus* — округлым, у остальных видов березы — клиновидным. У проростка, как и у зародыша, на просвет видны следы семядолей, которые, спускаясь из семядольного узла, следуют вдоль гипокотиля, параллельно друг другу, и сближаются в основании корня (*22*). Еще до полного освобождения семядолей начинается оживленная деятельность конуса нарастания. Он становится высоким, коническим. В его основании закладывается первый листовой бугорок, из которого формируется первый 3—7-лопастной лист с прилистниками. В фазе проростка у видов ольхи формируются 3 листовые зачатка, у березы — 2.

Семядоли проростков голые. На поверхности же гипокотиля, на черешках и на листьях и прилистниках развиваются более или менее длинные бесцветные простые волоски, образующие войлочное опушение почечки. На листьях имеются, кроме того, головчатые и чешуевидные волоски, красные у ольхи и бурые у березы. Отличиям в пигментации проростков придается систематическое значение. Семядоли зародышей бесцветные. По мере прорастания они зеленеют и, освобождаясь от кожуры семени, приобретают у древних видов березы темно-зеленую с синевой окраску (гипокотиль у них тоже зеленоватый), а у более продвинутых — желтовато-зеленую. Возможно, что такое различие связано не только с качеством и концентрацией хлорофилла, но и с различием семядолей по толщине.

Гипокотиль и семядоли ольхи и ольховника, по мере выхода из плода, приобретают красноватый оттенок, что вызвано антоциановой окраской клеточного сока эпидермальных клеток семядолей и сосочков на гипокотиле. Конус нарастания, головчатые волоски у его основания и на листьях, а также кончики корней у всех видов ольхи и ольховника красного цвета. Причиной такой окраски, широко распространенной у проростков многих растений, часто считают влияние холода и света. Так, при проращивании семян *Setaria* на свету, проростки оказываются красными до самых кончиков корней (Васильченко, 1938). У ольхи при прорастании на свету между красным кончиком корня и красноватым гипокотилем имеется всегда бесцветная зона корневых волосков. Мак Вин (Mc. Vean, 1953), не останавливаясь специально на окраске корней, указывал, что у *A. glutinosa* в естественных условиях корень долго (до 15—20 дней) не достигает почвы, повисая среди опада. Возможно, образование антоциана является защитным приспособлением к длительному освещению. Труднее объяснить окрашивание кончиков корней у всходов ольхи и ольховника в почве, куда проникает лишь ослабленный свет. При искусственном заражении проростков *A. glutinosa* актиномицетом оказалось, что свободные от клубеньков части корня бесцветны и только самый кончик сохраняет окраску антоцианом (Taubert, 1956 г.). Разрешение вопроса о значении антоциановой окраски кончика корня у ольхи и ольховника требует специального исследования и представляет большой интерес, поскольку в корнях осуществляются важнейшие синтетические процессы (Курсанов, 1960), а антоцианы играют многообразную роль и в том числе роль катализаторов в биохимических процессах (Проценко и Минустина, 1962).



### Обсуждение

При сравнительно-морфологическом анализе следует иметь в виду географическое происхождение растений и те условия, в которых они формировались. Изученные березовые относятся к бореальному элементу флоры и менее требовательны к условиям среды, тогда как родственные им лещиновые и буковые относятся к неморальному элементу и требуют лучших климатических условий и защиты для потомства. Возможно, что поэтому специализация у букоцветных осуществлялась двумя путями в связи с различиями в приспособлениях к расселению потомства и биологии прорастания. Более выносливые анемохорные березовые производят огромное количество мелких крылатых плодов. Береза, например, приносит в год до 350 000 семянок весом 0.1—1.7 мг каждая. Эволюция у них следовала от более крупных плодов, семян, зародышей к более мелким, что можно видеть в пределах каждого рода. Наиболее крупные плоды и зародыши с более толстыми семядолями имеются у более древней *B. ermani*, наиболее мелкие — у филогенетически молодых *B. pendula* и *B. oycoviensis*. Зародыши *A. glutinosa* массивнее, чем у видов *Alnaster*. Такое общее направление прогрессивной эволюции плодов у *Betuleae*, а из *Coryleae* у граба и хмелеграба выразилось в специализации, в большей парусности путем увеличения крылатости и в уменьшении веса плода. Потомству более требовательных к внешним условиям буковых и лещины, по-видимому, менее выгодно удаляться от материнского растения, так как в этом случае их диаспоры могли бы попадать в резко иные условия, угрожающие жизни проростков. Каштан, дуб, лещина не имеют лётных приспособлений и производят крупные, тяжелые плоды в относительно небольшом количестве. Дуб приносит до 1500 желудей в год весом 3—3.5 г каждый; у каштана вес плода — 4—9 г (Пономарев, 1932; Замятнин, 1951; Гроздов, 1952). Эти букоцветные — зоохорные, и их эволюция шла в сторону увеличения размера и мясистости запасающих семядолей, и, соответственно, увеличения зародыша за счет потребления эндосперма и эндокарпия. Они далеко продвинулись по сравнению с примитивными представителями покрытосемянных с недоразвитым маленьким зародышем и относительно массивным эндоспермом. Хотя присутствие и количество эндосперма имеют для характеристики семян второстепенное значение, но все же являются индикатором степени продвинутости семян: роды с наиболее продвинутым типом семян прогрессивно эволюируют в сторону образования семян без эндосперма (Martin, 1946). Следовательно буковые, не имеющие в семенах эндосперма, или березовые с малым его количеством стоят на высоком уровне эволюции. У цветковых нередко осуществляется эволюция семян, идущая с одинаковым успехом у каждой из дивергирующих линий, но при противоположном принципе в отношении экономики семенной продукции (Martin, 1946; Грушвицкий, 1961, 1963).

У изученных березовых, а также у граба, хмелеграба и бука (Васильченко, 1960), при прорастании плодов семядоли и их черешки возобновляют рост, увеличиваются в размерах и механически сбрасывают кожуру семени и перикарпий. При этом семядоли зеленеют и сменяют сосущую и запасающую функции на ассимиляционную. Такой способ прорастания обычно называют «надземным». Плоды других букоцветных (лещины, каштана, дуба и др.) прорастают в почве и на ее поверхности. При этом их толстые семядоли, сменившие еще до прорастания сосущую функцию на запасающую, а после прорастания — на питающую (диссимиляционную), не возобновляют роста и не сбрасывают кожуру и перикарпий. За такой способ прорастания эти букоцветные называют «подземнопрорастающими». В частности, наличие его у пробкового дуба объясняют приспособлением к засушливым условиям его родины (Янишевский, 1937; Кондратьева-Мельвиль, 1959).

Термины «надземнопрорастающие» и «подземнопрорастающие» уже признаны неудачными (Васильченко, 1960; Грушвицкий, 1963). По способу прорастания букоцветные, как и многие другие цветковые, целесообразнее разделить на возобновляющие рост семядолей при прорастании — «сбрасывающие кожуру» семени, и не возобновляющие рост семядолей при прорастании — «несбрасывающие кожуру». У сбрасывающих кожуру при прорастании плодов и семян в почве или на ее поверхности, гипокотиль, удлиняясь и выпрямляясь, выносит семядоли проростков вверх. У несбрасывающих кожуру гипокотиль всегда короткий и не выносит семядолей вверх ни при прорастании в почве, ни на ее поверхности. Возможно, что именно возобновление роста семядолей стимулирует рост гипокотиля. В литературе уже имеются указания на коррелятивные связи в деятельности органов зародыша. Так, у желтой акации, сбрасывающей кожуру семени, рост семядолей сопровождается ростом гипокотиля. У дуба черешчатого гипокотиль короткий, а почечка зародыша вполне сформирована, что также связывается с отсутствием роста семядолей (Кондратьева-Мельвиль, 1959, 1961). Исходя из сказанного, «надземнопрорастающими» следует считать растения, облигатно прорастающие на поверхности почвы, а к «подземнопрорастающим» — облигатно прорастающие в почве. Букоцветные не относятся ни к тем ни к другим, так как плоды их прорастают и в почве и на ее поверхности.

И. В. Грушвицкий (1963), классифицируя семена, придает большое значение функциональному критерию. Он предлагает отличать семена, семядоли зародыша которых остаются тонкими и все время только сосущими, от семян, семядоли которых

Классификация зародышей и семян по внутренней их морфологии ко времени диссеминации и по особенностям прорастания

| Признаки зародышей и семян в период позднеэмбрионального развития и прорастания | | Типы зародышей и семян | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Proembryon-тип | | Differentiembryon-тип | | | Reducerembryon тип |
| | | Myristica-подтип | Magnolia-подтип | Fraxinus-подтип | Alnus-подтип | Quercus-подтип | Cypripedium-подтип |
| Семена по наличию эндосперма. | | С эндоспермом. | С эндоспермом. | С эндоспермом. | С эндоспермом. | Без эндосперма. | С зачаточным эндоспермом или без эндосперма. |
| Эндосперм по его мощности ко времени опадения семени. | | Обильный. | Обильный. | Частично израсходован. | Частично сохраняется (2—3 слоя клеток). | Целиком расходуется. | Целиком расходуется. |
| Зародыши по положению в отношение эндосперма. | | Базальный. | Базальный. | Центральный. | Центральный. | Центральный. | Центральный. |
| Заполненность зародышем семени ко времени опадения. | | Незначительная. | Незначительная. | Неполная. | Почти полная. | Полная. | Незначительная. |
| Зародыши по степени дифференцированности. | ко времени опадения семени. | Почти не дифференцирован. | Почти не дифференцирован. | Дифференцирован более или менее. | Дифференцирован. | Дифференцирован. | Не дифференцирован. |
| | ко времени прорастания. | Дифференцирован. | Дифференцирован. | Дифференцирован. | Дифференцирован. | Дифференцирован. | Не дифференцирован. |
| Зародыш при опадении семян | | Форма «проэмбриональная» (недоразвитый). | Форма «проэмбриональная» (недоразвитый). | Лопатовидный (spatulate). | Прикрывающе-лопатовидный (investing-spatulate). | Прикрывающий (investing). | Шарообразный (globular). |
| Наличие периода роста зародыша со времени опадения семян и до прорастания. | | Имеется. | Имеется. | Имеется. | Отсутствует. | Отсутствует. | Отсутствует. |

*Продолжение*

| Признаки зародышей и семян в период позднеэмбрионального развития и прорастания | | Типы зародышей и семян | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Proembryon-тип | | Differentiembryon-тип | | | Reducerembryon-тип |
| | | Myristica-подтип | Magnolia-подтип | Fraxinus-подтип | Alnus-подтип | Quercus-подтип | Cypripedium-подтип |
| Соотношение величины семядолей и гипокотиля с апексом корня. | ко времени опадения семени. | Зачатки семядолей едва заметные. | Зачатки семядолей заметные. | Семядоли превышают. | Семядоли превышают во много раз. | Семядоли превышают во много раз. | Микроскопический зародыш, лишен семядолей. |
| | ко времени прорастания. | Семядоли превышают. | Семядоли превышают. | Семядоли превышают. | Семядоли превышают во много раз. | Семядоли превышают во много раз. | Микроскопический зародыш, лишен семядолей. |
| Толщина семядолей ко времени прорастания. | | Тонкие. | Тонкие. | Тонкие. | Утолщенные. | Очень толстые. | Отсутствует. |
| Возобновление роста семядолей при прорастании. | | Отсутствует. | Имеется. | Имеется. | Имеется. | Отсутствует. | Растет зародышевый клубень. |
| Способы прорастания. | | Кожура семени не сбрасывается. | Кожура семени сбрасывается. | Кожура семени сбрасывается. | Кожура семени сбрасывается. | Кожура семени не сбрасывается. | Кожура семени сбрасывается. |
| Функция семядолей. | до прорастания. | Сосущая. | Сосущая. | Сосущая. | Сосущая и частично запасающая. | Сосущая и целиком запасающая. | — |
| | после прорастания. | Сосущая. | Сосущая и ассимиляционная. | Ассимиляционная. | Ассимиляционная. | Диссимиляционная. | Сосущая и ассимиляционная у зародышевого клубня. |
| Наличие листовых примордиев на апикальной меристеме перед прорастанием. | | Имеются. | — | Отсутствуют. | Отсутствуют или начинают закладываться. | Имеются. | Отсутствуют. |
| Темп развития зародыша. | | Очень медленный. | Очень медленный. | Медленный. | Быстрый. | Быстрый. | Вторично замедленный. |
| Уровень эволюционного развития зародыша. | | Примитивный. | Примитивный. | Продвинутый. | Высоко продвинутый. | Высоко продвинутый. | Вторично упрощенный. |

после потребления зародышем запасов сменяют сосущую функцию на запасающую и становятся мясистыми. Семядоли их не возобновляют роста при прорастании и отмирают, не освободившись от семенной кожуры. Смена функций органов повышает уровень специализации растений. У букоцветных такая смена указывает на их далекую продвинутость в эволюции зародышей и семян. У березовых и бука семядоли прерывают, в какой-то мере не заканчивают свой рост ко времени опадения плодов с материнского растения. Однако возобновлением роста семядолей совершенно преодолевается противоречие между анемохорией, ведущей к уменьшению массы плода и зародыша, и необходимостью обеспечения проростка питанием. Пополнение питательных веществ достигается ассимиляцией семядолей.

У невозобновляющего рост семядолей дуба верхушечная почечка вполне сформирована, с 3—5 листовыми зачатками и пазушными почками, удлиняющимся эпикотилем, массивным конусом нарастания, который вместе с ростом корня развивается в побег еще осенью (Кондратьева-Мельвиль, 1959). При прорастании обнаруживается редукция, чешуевидность первых листьев. То же наблюдается у каштана (Klebs, по Васильченко, 1936) и лещины (Hagerup, 1942). В противоположность этому, у изученных березовых отмечается некоторое запаздывание в заложении на конусе нарастания первых листовых бугорков. Они проявляются при прорастании, и развивающиеся из них листья являются переходными от эмбриональных к взрослым; подобно последним они состоят из листовой пластинки, черешка, двух прилистников и ассимилируют. Несмотря на расхождение путей эволюции внутри порядка букоцветных, можно указать на наличие у его представителей сходных черт, возможно, не только конвергентного характера. Зародыш у всех букоцветных, выполняющий семя, центральный по отношению к эндосперму, «олиственный» по степени дифференцировки органов еще в раннем периоде развития, «прикрывающе-лопатовидный» и «прикрывающий» по форме. Исключением является зародыш бука с его тоже «лопатовидными», но более тонкими и «складчатыми» («folded») семядолями (Martin, 1946). У всех видов длина семядолей во много раз превышает длину гипокотиля с апексом корня. Обнаруживается сходство и во внешнем облике плосковыпуклых, в той или иной мере мясистых, цельных, цельнокрайних семядолей, в очертании по преимуществу эллиптических. В противоположность примитивному типу семян с недоразвитым зародышем, представляющим собой недифференцированную или слабо дифференцированную меристематическую ткань, зародыши березовых рано дифференцируются. В семядолях видна сложная сеть прокамбиальных тяжей, пронизывающих мезофилл. Следы семядолей, спускаясь по гипокотилю, достигают апекса корня. Сходство признаков семядолей считается показателем генетической близости групп растений (Васильченко, 1938). У дуба семядоли имеют в основании шпорцевидные выросты (Янишевский, 1937), у *Corylus avellana* (Hagerup, 1942), *Carpinus caroliniana* и *Ostrya virginiana* (Martin, 1946) — длинные ушки, у ольхи, ольховника и березы — относительно короткие ушки. Благодаря этому основание семядолей стреловидное или глубоко-сердцевидное. Стреловидность оснований семядолей у всех букоцветных позволяет считать этот признак общим, возможно анцестральным.

По мнению Б. К. Козо-Полянского (1937), анцестральные признаки сохраняются в онтогенезе потому, что они становятся приспособительными. Имеется мнение, что шпорцы играют вспомогательную (механическую) роль при выходе проростка из плода (Hagerup, 1942; Васильченко, 1960). Четыре ушка семядолей лещины при прорастании сильно удлиняются и изгибаются наружу; их сильное давление на слой тонкостенных клеток, заложенных в трансверсальной плоскости плода между толстостенными одеревенелыми клетками перикарпия, способствует продольному расщеплению ореха (Hagerup, 1942).

Возможно, семянкам видов *Betuleae* с их относительно более слабой, чем у орехов, лигнификацией перикарпия, не требуется для расщепления такого мощного развития ушек у семядолей, как плодам дуба и лещины. При прорастании, по мере роста семядолей и черешков, у видов *Betuleae* ушки исчезают и их стреловидное основание изменяется в слабосердцевидное, округлое и клиновидное. Поэтому ушки и стреловидность семядолей зародыша березовых, в какой-то мере полезные для вскрывания плодов, но исчезающие у семядолей проростков, можно считать стадиальной рекапитуляцией. Удлинение ушек — шпорцев семядолей лещины и других — можно рассматривать как анаболию.

Продольная несовершенная дорзицидия встречается у групп растений высоко специализированных, при вскрывании многосемянных плодов, высевающих семена (Каден, 1962). У односемянных плодов березовых, как и у других букоцветных, несовершенная дорзицидия облегчает выход гипокотиля и апекса корня и, вероятно, сохранилась от древнего способа вскрывания плодов. Нередко наблюдающееся в завязи березовых развитие нескольких семязачатков, в дальнейшем, кроме одного, редуцирующихся, может служить подтверждением происхождения семянок березовых от многосемянного плода.

Для «олиственных» зародышей, а из них для типа «прикрывающих», наиболее характерным является расширение и утолщение семядолей. Поэтому Мартин намечает направление их эволюции от базально расположенного рудиментарного (правильнее сказать проэмбрионального) зародыша к центральнорасположенному «линейному» и далее к «лопатовидному» и «прикрывающему». У зародышей последнего типа ушки наполовину или полностью прикрывают гипокотиль с апексом корня. Ольху и березу Мартин относит к «лопатовидным» родам в «нелопатовидном» семействе. Однако у зародышей березовых имеются относительно короткие ушки, прикрывающие только



самую верхнюю часть гипокотиля. Поэтому их можно рассматривать как переходную ступень от типичных «лопатовидных» зародышей с невыраженными ушками, встречающихся у *Urticaceae*, к «прикрывающему» типу. Таким образом, форма центрально расположенных, вполне дифференцированных ко времени диссеминации, «олиственных», почти или целиком заполняющих семя зародышей эволюировала от менее продвинутой, переходной «прикрывающе-лопатовидной» формы у *Betuleae* и также «лопатовидной», но «складчатой» у бука к более продвинутой форме «прикрывающего» зародыша у *Corylus* и *Fagaceae*.

Как отмечает Грушвицкий (1963), дифференцированный подход к классификации типов семян и зародышей с учетом различных их особенностей может придать классификации бо́льшую определенность. Действительно, по совокупности ряда признаков зародыша и семени ко времени диссеминации, изученные березовые можно отнести к самостоятельному подтипу, имеющему, однако, связи с другим подтипом зародыша и семени остальных букоцветных. Эти признаки: наличие 2—3-слойного эндосперма, вполне дифференцированного зародыша, почти заполняющего семя, отсутствие листовых примордиев на конусе нарастания, сбрасывание кожуры семени и перикарпия при прорастании, относительно нетолстые, не в полной мере запасающие, возобновляющие рост семядоли, сменяющие сосущую и частично запасающую функции на ассимиляционную. Об этом можно судить по таблице, составленной на основании критериев, выдвинутых Мартином и Грушвицким, причем частично сохранена и их терминология, хотя некоторые термины носят образный характер.

У цветковых выделяются 3 типа зародышей и семян ко времени диссеминации (начальный у Proembryon-типа, более или менее высокий у Differentiembryon-типа и вторично сниженный, упрощенный у Reducerembryon-типа) и хотя и динамичной, но коррелятивно связанной с ним степени обилия эндосперма.

У растений, принадлежащих к проэмбриональному типу, развитие останавливается на фазе до образования дифференцированного зародыша, отчего зародыш недоразвит, микроскопически мал и занимает незначительное пространство в семени с обильным эндоспермом. Дальнейший рост и дифференциация зародыша происходят после диссеминации, в период дозревания. Proembryon-тип соответствует А-типу Грушвицкого. Он чаще встречается у наименее продвинутых в эволюции цветковых и реже у продвинутых, например у аралиевых. Но те и другие являются представителями древней флоры (Комаров, 1949; Грушвицкий, 1961, 1963).

Для Differentiembryon-типа характерна почти полная или полная дифференциация до диссеминации относительно крупного, выполняющего бо́льшую часть семени, зародыша. Он встречается у цветковых, стоящих на средних и более высоких ступенях эволюции. Ко времени прорастания различия между обоими типами в отношении степени дифференцированности зародыша сглаживаются.

Для Reducerembryon-типа характерно отсутствие дифференцированности микроскопического зародыша. Этот тип встречается у далеко продвинутых в эволюции цветковых, у которых наблюдаются явления вторичного упрощения, редукции и специализации во многих других отношениях.

По совокупности ряда морфологических и биологических признаков в каждом типе выделяются подтипы (см. таблицу). Fraxinus-подтип соответствует Б-типу Грушвицкого; Quercus-подтип, присущий большинству буковых, *Corylus* и другим специализированным цветковым, — его В-типу. Березовым и буку свойствен Alnus-подтип. В Reducerembryon-типе, помимо Cypripedium-подтипа, следует выделить и подтип для цветковых вторично упрощенных в связи с их паразитическим и сапрофитическим образом жизни.

Обобщения, сделанные Мартином и Грушвицким в отношении эволюционного значения внутренней морфологии семян, являются лишь первым шагом в решении этого весьма сложного вопроса. Для более определенных выводов необходимо дальнейшее накопление фактических данных не только по морфологии, но и биологии и физиологии зародыша. Проведенное исследование дополняет фактические данные и в то же время показывает, что березовые являются одним из звеньев эволюции внутренней морфологии и биологических свойств древних, но не примитивных букоцветных.

Приношу глубокую благодарность М. Ф. Даниловой и Н. В. Первухиной за ценные советы.

## Литература

Бобров Е. Г., О. И. Кузенева (1936). Березовые. «Флора СССР», V. — Варасова Н. Н. (1956). Особенности семян ясеня обыкновенного различного географического происхождения. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 11. — Васильченко И. Т. (1936). О значении морфологии прорастания семян березы для систематики растений и истории их происхождения. Тр. БИН АН СССР, 1, 3. — Васильченко И. Т. (1938). О значении морфологии прорастания семян для филогенетической систематики цветковых растений. Сов. бот., 3. — Васильченко И. Т. (1946). К вопросу об эволюционном значении морфологических особенностей прорастания цветковых растений. Сб. науч. работ, выполн. в Ленинграде за 3 года Отечеств. войны БИН АН СССР. — Васильченко И. Т. (1948). Неотения у цветковых растений. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 7. — Васильченко И. Т. (1960). Всходы деревьев и кустарников. — Гроздов Б. В. (1952). Дендрология. — Грушвицкий И. В. (1961). Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. Комаровские чтения, XIV. — Грушвицкий И. В. (1963). Подземное прора-

стание и функции семядолей. Бот. журн., 6. — Замятнин Б. Н. (1951). Деревья и кустарники СССР, 2. — Каден Н. Н. (1962). Типы продольного вскрывания плодов. Бот. журн., 4. — Козо-Полянский Б. М. (1937). Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. НИИБ при Воронежск. унив., сер. монографий, 1. — Комаров В. Л. (1949). Введение в ботанику. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1959). Анатомические особенности проростков дуба черешчатого. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 1, 3. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1961). Закономерности развития структуры проростка и ювенильного растения желтой акации. Бот. журн., 11. — Курсанов А. Л. (1960). Взаимосвязь физиологических процессов в растении. Тимирязевские чтения, 20. — Курсанов Л. И., Н. А. Комарницкий, К. И. Мейер, В. Ф. Раздорский, А. А. Уранов. (1950). Ботаника, II. — Навашин С. Г. (1851). Об обыкновенной березе и о морфологическом значении халацогамии. Избр. тр., I. — Поддубная-Арнольди В. А., В. А. Селезнева. (1957). Орхидеи и их культура. — Пономарев Н. А. (1932). Березы СССР. — Проценко Д. Ф., П. С. Мишустина. (1962). Холодостойкость кукурузы. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосемянных. — Цингер Н. В. (1951). О причинах медленного прорастания семян пеонов. Тр. Главн. бот. сада, II. — Черепанов С. К. (1954). Монография рода ольха — *Alnus* Mill. Автореф. диссерт. БИН АН СССР. — Янишевский Д. Е. (1937). Морфологические особенности проростков пробкового дуба. Бот. журн., 5. — Evans C. R. (1933). Germination behavior of *Magnolia grandiflora*. Bot. Gaz., 94. — Hagerup O. (1942). The morpbology and biology of the Corylus-Fruit. K. — Martin A. C. (1946). The comparative internal morphology of seeds. Amer. Midl. Natur., 36, 3. — McVean D. N. (1953). *Alnus glutinosa* (L.) Haertn. (*A. rotundifolia* Stokes). Journ. of ecolog., 41, 2. — Steinbauer G. P. (1937). Dormancy and germination of *Fraxinus* seeds. Plant Physiology, 12. — Sterckx R. (1900). Recherches anatomiques sur l'embryon et les plantules dans la famille des Renonculacees. Mem. Soc. Roy. Sci., ser. III, 2, Liege.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 VI 1964).

---

УДК 582.477 (471.503)

**П. Л. Горчаковский и Б. П. Колесников**

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАЗАЦКОГО МОЖЖЕВЕЛЬНИКА *JUNIPERUS SABINA* L. НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

С 1 рисунком

Географическое распространение многих древесных растений (деревья, кустарники, кустарнички) на Урале и сопредельных территориях очень своеобразно. Как показал недавно выполненный ареалогический анализ *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb., *Calluna vulgaris* L. и *Ulmus laevis* Pall. (Горчаковский, 1960, 1962а, 1962б), изучение таких видов представляет большой интерес для выяснения генезиса уральской флоры. Уточнение границ распространения древесных растений облегчает выявление некоторых важных ботанико-географических рубежей (Прокаев и Колесников, 1961).

К числу малоизученных, но интересных в ботанико-географическом отношении представителей уральской дендрофлоры относится казацкий можжевельник *Juniperus sabina* L. Ареал этого вида — евразиатский дизъюнктивный. Он разобщен на несколько частей, связанных с отдельными горными массивами; кроме того, имеются небольшие фрагменты ареала и изолированные местонахождения на внутриконтинентальных возвышенных равнинах. Этот стелющийся кустарник распространен в горах Южной и отчасти Средней Европы (Альпы, Пиренеи, Апеннины, Карпаты, горы Балканского полуострова), в высокогорной части Кавказа, в горах на юге Крыма, в некоторых пунктах юго-востока Восточно-Европейской равнины, на Южном Урале, в горах Средней Азии (Тянь-Шань, Джунгарский Алатау, Тарбагатай, Саур) с прилегающей к ним равнинной или слабо всхолмленной территорией Казахстана, в горах Кузнецкого Алатау, Алтая, Западного Саяна (бассейн р. Усы) и в смежной с Алтаем горной части севера МНР (Крылов, 1927; Комаров, 1934; Hegi, 1935; Малеев, 1949).

В Европе казацкий можжевельник произрастает на солнечных склонах гор, на скалах и в подлеске разреженных сосновых лесов, поднимаясь в Швейцарских Альпах до высоты 3000 м над ур. м. (Hegi, 1935). На Кавказе его распространение ограничено верхним лесным, субальпийским и альпийским поясами (в пределах 1500—3000 м над ур. м.); обитает он на щебнистых и скалистых склонах и осыпях, где нередко образует чистые заросли или растет совместно с другим стланцевым можжевельником *Juniperus depressa*. В восточных районах Большого и Малого Кавказа *J. sabina* входит в состав формаций нагорных ксерофитов (Васильев и Сахокиа, 1959). Местонахождения этого вида в горной части Средней Азии связаны преимущественно со скалами на низких и средних уровнях гор (Рубцов, 1941; Поляков, 1951; Степанова, 1962), но изредка он заходит и в высокогорья — в субальпийский пояс (Головкова,



1959). В горах Южной Сибири казацкий можжевельник произрастает по открытым южным склонам холмов и невысоких гор в степной и смежных частях лесной зоны (Крылов, 1927). Таким образом, при движении на восток наблюдается снижение вертикальных пределов его распространения.

Большой интерес представляют изолированные местонахождения *J. sabina* на юге и востоке Восточно-Европейской равнины (Кеппен, 1885; Литвинов, 1891). Этот можжевельник указан в среднем течении р. Дон на участке между станицами Казанской и Сиротинской на меловых холмах (где он местами очень обилен), на рыхлых меловых песчаниках по береговым обрывам, в лесистых оврагах и на песчаных дюнах правобережья. Кроме того, он известен на меловых холмах по левому притоку Дона — р. Иловле на участке ниже с. Ольховки. Отдельные его местонахождения отмечены на мелах в низовьях притока Дона — р. Медведицы, в окрестностях г. Камышина у с. Чухонастовки (Литвинов, 1891), в Жигулях и на Общем Сырте близ села Кзыл-Мечеть (Сукачев, 1927). Ф. П. Кеппен (1885) приводит интересное указание о находке М. Твардовским казацкого можжевельника в Белоруссии, в б. Пинском уезде близ дер. Велесницы; никем из последующих исследователей эти данные не были подтверждены. Вероятно, в некоторых изолированных местонахождениях на юге СССР казацкий можжевельник в последнее время бесследно исчез в результате безжалостного уничтожения на топливо.

В Западном Казахстане, в бассейне р. Урал *J. sabina* местами встречается на бугристых песках, причем по В. В. Иванову (1958) является теперь весьма редким видом из-за интенсивного истребления. Восточнее он известен в области Казахского мелкосопочника (от северного побережья оз. Балхаш на юге до Кокчетавских гор и горы Ак-нет в окрестностях Баян-Аула на севере), где растет на гранитных сопках, иногда поросших сосной, и реже на глинистых обрывах по берегам рек.[1] Л. Н. Грибанов (1960) отмечает этот вид в подлеске степных сосновых боров (в том числе из группы скальных) Казахского мелкосопочника, Калбинского хребта, зоны Тургайского пролива и Обь-Иртышского междуречья.

Литературные данные о распространении казацкого можжевельника на Южном Урале очень скудны. Они в сущности ограничиваются материалами известной монографии С. И. Коржинского (1898), где дан перечень немногих известных в то время местонахождений названного вида без указаний на условия произрастания.

Авторами этой статьи обнаружен и описан ряд новых местонахождений *J. sabina* на Южном Урале (в Башкирской АССР, в Оренбургской и Челябинской областях в период с 1957 по 1963 г. — Горчаковским и в Джабык-Карагайском бору Челябинской области в 1962 г. — Колесниковым). Это дало возможность составить с учетом имеющихся гербарных материалов и литературных данных карту распространения казацкого можжевельника, существенно дополняющую прежние представления об уральском фрагменте его ареала (рисунок); большая часть приведенных в ней местонахождений ранее оставалась неизвестной.

По характеру местообитаний южноуральские местонахождения казацкого можжевельника могут быть подразделены на пять следующих групп.

1. Известняковые утесы и обнажения по берегам рек в увалисто-холмистой полосе западного склона Южного Урала. Местонахождения этой группы располагаются на высоте 300—400 м над ур. м. и связаны с ландшафтом широколиственных или широколиственно-хвойных лесов. Казацкий можжевельник найден по р. Белой в 20 км выше пос. Авзян, в 3 км ниже дер. Старомунасыпово, между дер. Ишдавлетово и Миндегулово и в 18 км выше с. Биккузино; по притокам Белой: реке Зилим против устья рч. Кат в 3 км от дер. Сарала, у дер. Куйли-Тамак и близ с. Имендяшево, по р. Зигану близ устья р. Сиказе, р. Нугуш у устья рч. Урюк и по р. Кане в 10 км к северу от с. Кананикольского.

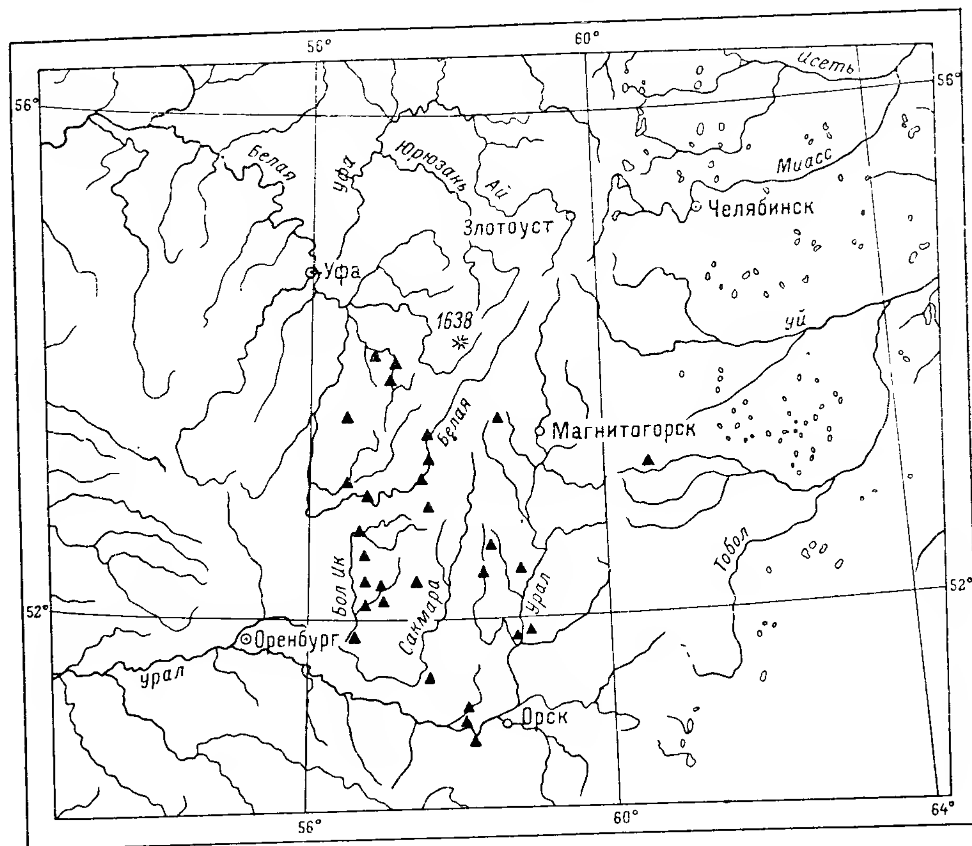
Особенно обильно встречается казацкий можжевельник на прибрежных известняковых утесах на р. Белой, на участке между Авзяном и Биккузино, где местами его распростертые кусты образуют довольно густые стланиковые заросли. Такие утесы, достигающие высоты 40—60 м, на участке, где р. Белая прорезает русло в толще известняков, очень многочисленны; нередко они образуют сплошную каменную стену. Склоны утесов, обращенные к реке, круты, иногда отвесны. Лишь их плоские вершины и более пологие склоны покрыты сосновым лесом. Кроме того, отдельные низкорослые экземпляры сосны *Pinus silvestris* и березы *Betula verrucosa* ютятся в лощинках, в ущельях и на выступах крупных каменных глыб; у основания утесов нередко встречается вяз *Ulmus laevis*. Заросли казацкого можжевельника занимают обычно обращенные на юг взлобки утесов и прилегающие к ним участки осыпей. Стволики можжевельника распростертые, прижатые к субстрату, диаметром до 8—12 см, длиной до 10—15 м. Высота отходящих от них зеленых ветвей не превышает 50—70 см. Самый старый экземпляр казацкого можжевельника, найденный в бассейне р. Нугуш, имел возраст 260 лет. Травяной покров в можжевеловых зарослях не сомкнутый, состоит в основном из скальных видов (*Agropyrum reflexiaristatum*, *Sedum hybridum*, *Schiverekia berteroides*, *Asperula petraea* и др.) и степняков (*Echinops ritro*, *Centaurea sibirica*, *Onosma simplicissimum*, *Thymus marschallianus*, *Antitoxicum stepposum* и др.). Встречаются также и мезофильные растения — папоротники *Cystopteris fragilis* и *Asplenium ruta-muraria* (в глубоких тенистых расщелинах), *Polygonatum officinale*, *Thalictrum foetidum* и др. Из кустарников отмечены *Cerasus fruticosa*, *Caragana frutex*, *Spiraea crenata*,

[1] Сведения о распространении казацкого можжевельника в Казахстане приводятся с учетом данных гербария Института ботаники Академии наук Казахской ССР.

*Rhamnus cathartica*, *Genista tinctoria* и *Cotoneaster melanocarpa*. За выступы скал и ветки кустарников цепляются длинные стебли лиан *Rubus caesius* и *Humulus lupulus*.

Местами, например на склоне к р. Нугуш близ устья рч. Урюк, казацкий можжевельник встречается не только на прибрежных обнажениях известняка, но изредка заходит и в периферическую часть редкостойных каменистых дубняков.

По прибрежным обнажениям известняков на западном склоне Урала *J. sabina* заходит дальше всего на север, вплоть до бассейна р. Зилим под 54° с. ш. Известняковые скалы по Зилиму интересны и в том отношении, что с ними также связаны самые северные местонахождения крайне редких на Южном Урале пустынно-степных растений — *Atraphaxis frutescens* и *Ferula caspica*.




Ареал *Juniperus sabina* на Южном Урале (местонахождения отмечены треугольниками).

2. Обнажения и осыпи известняка на склонах «сыртов» в пределах Зилаирского плато. Отмечены местонахождения около пос. Зилаир, южнее его близ устья р. Большой Шор, в бассейне р. Большой Ик у деревень Кузьминовки, Нукаево, Ургенки и Андреевки, в бассейне его правого притока — р. Большая Сурень в 3.5 км выше дер. Тазларово и близ деревень Кугарчи и Байдавлетово, а также в бассейне р. Сакмары у деревни Бляу-Тамак.

Казацкий можжевельник встречается одиночными экземплярами и зарослями на крутых южных склонах плосковершинных холмов на высоте от 300 до 550 м над ур. м. В западной части Зилаирского плато его местообитания располагаются среди горных каменистых степей, а в восточной — в окружении остепненных луговых полян. дубовых лесов с примесью сосны, а также сосновых лесов. Заходит этот кустарник иногда (например, близ пос. Зилаир) и в окраинную часть сосняков.

На сыртах близ дер. Тазларово казацкий можжевельник образует на площади около 3 га густые заросли распластанных кустов, нередко смыкающихся друг с другом. Кусты можжевельника хорошо видны даже издали, так как резко контрастируют своей темно-зеленой окраской с более светлым фоном окружающих обнажений и степных участков. Травяной покров в зарослях казацкого можжевельника развит слабо, состоит он из обычных степных и скально-осыпных растений (*Asperula petraea*, *Chelidonium majus*, *Schiverekia berteroides* и др.) со значительной примесью сорняков (вследствие интенсивного выпаса скота).

Значительный интерес представляет находка нескольких экземпляров *J. sabina* на второй (надпойменной) террасе р. Большая Сурень в 500 м выше дер. Тазларово.



Распластанные довольно старые кусты казацкого можжевельника растут здесь на песчаной почве в редкостойном осокорнике (из *Populus nigra*). Не имеется никаких данных, говорящих в пользу искусственного разведения здесь этого вида. Вероятно, такие местообитания являются вторичными; казацкий можжевельник перешел на песчаные наносы речной террасы со своих основных стаций — известняковых склонов сыртов.

3. Скалистые гребни лесистых хребтов восточного склона Южного Урала. Стланиковые экземпляры казацкого можжевельника растут на хребте Крыкты, в верхней части скалистого склона ущелья, пропиленного небольшой речкой, вытекающей восточнее вершины Шершил-Тау, среди лиственнично-сосновых и производных от них березовых лесов. Это местонахождение в отличие от предыдущих расположено значительно выше в горах (на высоте около 800 м над ур. м.) и не связано с карбонатными горными породами.

4. Обнажения различных горных пород среди горных и предгорных степей восточного склона Южного Урала. Сюда относятся местонахождения казацкого можжевельника на хребте Ирендык (к западу от дер. Файзулино, по дороге на пос. Баймак и по р. Таналык), в Губерлинских горах (по р. Губерле у дер. Аджалямовой, на склонах к р. Урал в 5 км ниже устья р. Шошки и в 18 км выше устья р. Губерли), а также в области зауральского пенеплена в бассейне верхнего течения р. Урал (по р. Сосновской, в низовьях р. Ташлы и по р. Урал выше устья р. Ташлы).

На хребте Ирендык *J. sabina* встречается преимущественно на известняках, на склонах южной экспозиции среди каменистых степей на высоте до 400—750 м над ур. м. Растет он одиночными экземплярами, жмущимися к скалам, или небольшими группами. Травяной покров на таких участках бедный, несомкнутый; для него особенно характерны *Helictotrichon desertorum*, *Festuca sulcata* и *Orostachys spinosa*. В Губерлинских горах казацкий можжевельник сохраняет связь с южными экспозициями, но встречается уже на бескарбонатных горных породах (кристаллические сланцы и др.) на высоте 300—400 м над ур. м. Среди распластанных кустов можжевельника здесь растут *Sedum hybridum*, *Centaurea sibirica*, *Veronica incana*, *Galium verum* и другие виды. По данным С. А. Никитина (1956), в Губерлинском мелкосопочнике казацкий можжевельник иногда заходит в березовые колки среди типчаковых степей с кустарниками.

В области зауральского пенеплена казацкий можжевельник встречается на скалах по склонам ущелий, образованных небольшими, обычно пересыхающими летом речками — притоками р. Урал.

5. Островные сосновые боры на гранитах Урало-Тобольского междуречья (Джабык-Карагайский бор). На возвышенной Зауральской равнине пока описано одно местонахождение казацкого можжевельника и по соседству с ним, по данным местных жителей, указывается еще два. Они располагаются в центральной части Урало-Тобольского междуречья (бассейн верховий р. Караталыаят), достигающего здесь абсолютной высоты около 400 м и характеризующегося многочисленными выходами на поверхность гранитных интрузий палеозойского и мезозойского возраста. Для выходов гранитов типична плоская матрацевидная отдельность плит и глыб. Описанное местонахождение казацкого можжевельника расположено в 149 квартале Анненского лесничества, вблизи дороги из с. Анненского в дер. Ольховку, в центре крупного лесного массива Джабык-Карагайского соснового бора.[1]

Единственный хорошо развитый куст казацкого можжевельника (высота его около 1.5 м, поперечники площади, занятой распростертыми ветвями, около 3 и 4 м) растет здесь на окраине обширной поляны с несомкнутым покровом из степных злаков (*Helictotrichon desertorum*, *Festuca sulcata*, *Stipa* sp., *Phleum phleoides*), полыней (*Artemisia sericea*, *A. dracunculus*, *A. laciniata*) и разнотравья (*Pulsatilla patens*, *Gypsophyla paniculata*, *Dianthus versicolor*, *Filipendula hexapetala*, *Medicago falcata*, *Vicia tenuifolia*, *Onosma simplicissimum*, *Galium verum*, *Salvia pratensis*). Лесные мезофильные растения отсутствуют совершенно, а лугово-лесные ксеромезофилы представлены видами: *Calamagrostis epigeios*, *Fragaria viridis*, *Galium boreale* и др. Характерны пятна лишайников (*Cladonia mitis*, *C. cornuta*, *C. pyxidata* и др.), связанные с окраинами гранитных плит. Повсюду разбросаны группы степных кустарников *Cerasus fruticosa*, *Spiraea crenata*, а также отдельные экземпляры *Cotoneaster melanocarpa*, *Genista tinctoria*, *Cytisus ruthenicus*. Среди поляны попадаются одиночные старые сосны, сосновый подрост и группы молодой березы *Betula verrucosa*. Через узкую полосу вейниково-осокового луга с группами *Salix sibirica* эта поляна граничит с молодым березняком, в составе которого встречаются старые сосны.

Такие степные поляны с одиночными соснами очень характерны для Джабык-Карагайского и других степных островных каменистых боров Зауралья (Брединские

[1] Этот бор входит в систему островных каменистых боров Зауралья, протянувшихся вдоль восточного склона Южного Урала через всю лесостепную зону в Челябинской области на юг до засушливых степей Оренбуржья и восточного Казахстана (Соловьев, 1960; Колесников, 1961). По многим своим особенностям островные каменистые боры Зауралья напоминают аналогичные боры Казахстанского мелкосопочника, описанные В. Н. Сукачевым (1948) и Л. Н. Грибановым (1960).

боры, отчасти Сапарский); они несомненно образовались в результате разрушения лесными пожарами теперь редко встречающихся сухих сосновых редколесий с покровом из лишайников, степных злаков, разнотравья и кустарников. Ф. А. Соловьевым (1960) они бегло описаны под названием мелкозлаковых сосновых редколесий.

Кроме этого местонахождения, где казацкий можжевельник, видимо, случайно уцелел от лесного пожара, в Джабык-Карагайском бору, по данным сотрудников Анненского лесничества, имеется еще два экземпляра этого кустарника — один в западной части бора, а другой — в южной, на заброшенном мусульманском кладбище в районе казахского поселка Акмолла. Ветви этого можжевельника используются местным населением на венки при похоронах, поэтому не исключена возможность, что последнее местонахождение имеет культурное происхождение.[1]

Приведенные материалы позволяют высказать несколько соображений об особенностях ареала казацкого можжевельника и его ботанико-географических позиций на Южном Урале и в смежных районах.

Казацкий можжевельник следует отнести к группе ксерофитов горных местообитаний (ореофиты). Коренными местообитаниями его являются участки открытого ландшафта с выходами массивно-кристаллических пород. Значительно реже этот вид встречается на песках (такие местообитания, по-видимому, являются вторичными). Экология и история расселения казацкого можжевельника определили сильную раздробленность его ареала и четкую связь его отдельных участков с крупными горными странами или с древними останцевыми возвышенностями на внутриконтинентальных равнинах. Южно-уральский участок ареала казацкого можжевельника явно изолирован от остальных смежных участков (приволжско-донского, казахстанского). В его западной части местообитания этого кустарника связаны с выходами карбонатных пород, к востоку он переходит на выходы кристаллических сланцев, гранитов и других горных пород, не содержащих извести. Высоко в горы на Урале *J. sabina* не идет, он характерен для ландшафтов широколиственных лесов западного склона Южного Урала, сосновых лесов восточного склона, а также для лесостепи и степи нижнего горного пояса и предгорий. Казацкий можжевельник относится к числу древних доледниковых элементов флоры Южного Урала. Обособление уральской части ареала от смежных частей и разобщение местонахождений внутри уральского фрагмента ареала произошло, по-видимому, в неогене и плейстоцене и усилилось в историческое время под влиянием хозяйственной деятельности человека (лесные и степные пожары, рубки). Это дает основание рассматривать местонахождения казацкого можжевельника на Южном Урале как реликтовые, а поэтому заслуживающие охраны в качестве памятников природы.

Литература

Васильев А. В. и М. Ф. Сахокиа. (1959). *Juniperus*. В кн.: Дендрофлора Кавказа, I. — Головкова А. Г. (1959). Растительность Центрального Тянь-Шаня, I. — Горчаковский П. Л. (1960). О распространении и условиях произрастания дазифоры кустарниковой (*Dasiphora fruticosa* [L.] Rydb.) в связи с реликтовой природой ее уральских местонахождений. Зап. Свердловск. отд. Всес. бот. общ., 1. — Горчаковский П. Л. (1962а). К географии, экологии и истории формирования ареала вереска. Бот. журн., 9. — Горчаковский П. Л. (1962б). Границы распространения вяза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.) на Урале и реликтовый фрагмент его ареала в Западной Сибири. В кн.: Пробл. бот., 6. (Вопр. бот. географ., геобот. и лесн. биогеоценолог.). — Грибанов Л. Н. (1960). Степные боры Алтайского края и Казахстана. — Иванов В. В. (1958). Степи западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. Зап. Географ. общ. СССР, 17. — Кеппен Ф. П. (1885). Географическое распространение хвойных дерев в европейской России и на Кавказе. Зап. имп. Акад. наук, 50 (прилож.). — Колесников Б. П. (1961). Лесорастительные условия и лесохозяйственное районирование Челябинской области. Тр. Инст. биолог. УФАН СССР, 26. — Комаров В. Л. (1934). *Juniperus*. Флора СССР, I. — (Коржинский С.) Korshinsky S. (1898). Tentamen Florae Rossiae orientalis. Mém. Acad. Sci. St.-Pétersbourg, 8 sér., 7, 1. — Крылов П. Н. (1927). Флора Западной Сибири, I. — Литвинов Д. И. (1891). Геоботанические заметки о флоре европейской России. Bull. Soc. Imper natur. Moscou. Annee 1890. 3. — Малеев В. П. (1949). *Juniperus*. В кн.: Деревья и кустарники СССР, I. — Никитин С. А. (1956). Лесорастительные условия низовий Урала. Тр. Инст. леса, 24. — Поляков П. П. (1951). Растительность Джунгарского Алатау в районе рек Саркана и Баскана. Матер. исслед. растит. Казахстана. — Прокаев В. И. и Б. П. Колесников. (1961). Новые данные о распространении некоторых пород и смешанных лесов с их участием на юге Среднего Урала. Бот. журн., 6. — Рубцов Н. И. (1941). Геоботанические исследования в бассейне р. Малой Алмаатинки. Матер. исслед. растит. Казахстана. — Соловьев Ф. А. (1960). Материалы к типологии островных сосновых боров Притоболья и южной части Челябинской области. В сб.: Природные условия и леса лесостенного Зауралья. Тр. Инст. биолог. УФАН, 19. — Степанова Е. Ф. (1962). Растительность и флора хребта Тарбагатай. — Сукачев В. Н. (1927) *Juniperus*. Флора юго-востока европейской части СССР, I. — Сукачев В. Н. (1948). Очерк лесной растительности заповедника Боровое. Тр. Заповедника Боровое, I. — Hegi G. (1935). Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 2 Aufl., I.

[1] Несколько хорошо развитых культурных экземпляров *J. sabina* растут в дендрарии Боровского лесного техникума в пос. Бармашино Кокчетавской области.

Институт биологии
Уральского филиала
Академии наук СССР,
г. Свердловск.

(Получено 14 VIII 1963).



УДК 581.144.04

И. К. Киршин и Л. В. Дейнега

## ОБ ИЗМЕНЕНИИ РОСТА ЛИСТЬЕВ ЗЛАКОВ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ГИББЕРЕЛЛИНА В УСЛОВИЯХ ДЛИННОГО И КОРОТКОГО ДНЯ

С 4 рисунками

Самой характерной реакцией растений на действие экзогенного гиббереллина является усиление линейного роста листьев и стебля (Чайлахян, 1958; Stowe a. Yamaki, 1959; Brian, 1959). Эта стимуляция роста, как было показано на междоузлиях проростков *Vigna sesquipendalis* (Kato, 1955), *Phaseolus vulgaris* (Feucht a. Watson, 1958), идет за счет ускорения и усиления растяжения клеток. Грейлах и Гейслуп (Greulach a. Haesloop, 1958) при анатомическом исследовании сердцевины и коровой паренхимы стебля фасоли измеряли клетки в продольном, радиальном и тангентальном направлениях и пришли к заключению, что значительное удлинение междоузлий под влиянием обработки гиббереллoвой кислотой происходит за счет деления клеток, а не за счет растяжения.

Такое утверждение не согласуется с тем фактом, что гиббереллин в отличие от ауксинов не вызывает образования каллюса в результате усиления клеточного деления (Brian, 1959). Но гистологические исследования зоны роста стебля у розеточных растений *Hyoscyamus niger* и *Samolus parviflorus*, способных под влиянием гиббереллина образовывать стебель и цвести в несвойственных для этого условиях (Lang, 1956а, 1956б), показали, что раннее действие этого препарата заключается именно в увеличении числа клеточных делений в субапикальной зоне (Sachs a. Lang, 1957; Sachs, Beretz a. Lang, 1959). Л. А. Лебеденко (1959) при обработке гиббереллином растений периллы и табака наблюдала повышение митотической активности в меристеме конуса нарастания.

Таким образом, имеющиеся данные освещают в какой-то мере характер влияния гиббереллина на рост стебля. Как выше отмечалось, гиббереллин оказывает очень сильное действие также и на рост листьев, особенно у злаков (Corns, 1958; Cooper, 1958; Finn a. Nilsen, 1959; Bommer, 1961; Pop, Bărbat, 1961, и др.). Но более детальных сведений о наблюдениях за ростом листьев злаков при обработке их гиббереллином пока еще нет.

С 1959 г. нами проводятся опыты по выяснению влияния гиббереллoвой кислоты на луговые злаки. У костра безостого, овсяницы луговой и тимофеевки луговой при обработке раствором этого вещества длина листьев была в полтора раза больше длины листьев соответствующего яруса у необрабатываемых растений. Более сильная стимуляция линейного роста листьев наблюдалась в условиях короткого дня. В последующих опытах наблюдения проводились за листьями в процессе их роста. Подопытным растением была ежа сборная *Dactylis glomerata* L., у которой растущие листья сложены вдоль жилки, а не скручены как у многих злаков, что значительно облегчало наблюдения за клетками по всей ширине листа в зоне интеркалярного роста.

### Методика

30 июня 1960 г. на двух смежных делянках, засеянных ежой сборной (сорт 'Московская 222') 20 августа 1959 г., было отмечено этикетками по 30 более или менее одинаково развитых укороченных вегетативных побегов, у которых только что развернулись предпоследние листья, условно названные нами первыми. Начиная с этого дня, на одной делянке молодые листья растений ежедневно опрыскивались 0.005%-м раствором гиббереллина производства Курганского завода медпрепаратов из расчета по 10 γ гиббереллoвой кислоты на один побег, а на другой делянке растения не обрабатывались. Через 4—5-дневные интервалы производилось измерение длины растущих листьев и по нескольку побегов из числа отмеченных отбиралось для анатомического исследования. При этом побеги срезались ниже узла кущения и фиксировались в 80%-м спирте.

В 1961 г. растения этого же сорта ежи сборной выращивались в цинковых сосудах, вмещающих 8 кг почвы. Посев производился 23 мая. При появлении всходов сосуды на вегетационной площадке были распределены на две серии по 12 сосудов. В одной серии растения развивались на естественном длинном дне, а в другой — на 10-часовом. Начиная с 4 июля при развертывании 6-го листа на главном побеге, в шести сосудах каждой серии растения ежедневно опрыскивались раствором гиббереллина из расчета по 10 γ на одно растение. Для наблюдения за зонами роста листьев растения

по каждому варианту брались из сосудов и фиксировались в 80%-м спирте, 12 июля — во время роста 8-го и 9-го листьев и 19 июля — когда росли 10-й и 11-й листья.

На фиксированных растениях измерялась длина влагалища и пластинки у последнего развернувшегося листа, потом влагалище этого листа вскрывалось и такие же измерения производились у следующего (растущего) листа, после чего этот лист тоже удалялся и измерялась длина пластинки и длина уже наметившегося влагалища у следующего, менее развитого, растущего листа. Этот лист (условно 3-й на побегах в опытах 1960 г., 9-й при взятии растений 12 июля 1961 г. и 11-й при фиксировании растений 19 июля) осторожно отделялся от конуса нарастания побега и погружался в жавелевую воду для просветления. После просветления тканей лист промывался водой, помещался на предметное стекло нижней стороной вверх, накрывался покровными стеклами, и препарат закреплялся в препаратоводителе на столике микроскопа. С помощью винтового окулярмикрометра через каждый миллиметр, начиная от основания, поперек половинки листа измерялась длина у 20 случайно выбранных клеток нижнего эпидермиса (Киршин, 1962).

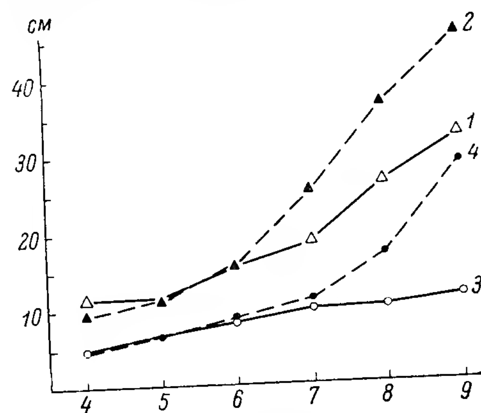



Рис. 1. Влияние гиббереллина на размеры листьев ежи сборной.

*1* и *2* — растения выращивались на длинном дне; *3* и *4* — растения выращивались на 10-часовом дне; *1* и *3* — без обработки; *2* и *4* — при ежедневном опрыскивании 0.005%-м раствором гиббереллина, начиная с фазы развертывания 6-го листа. *По оси абсцисс* — ярусы листьев; *по оси ординат* — длина листовой пластинки в см.

На отдельных препаратах подсчитывалось количество устьиц на нижней стороне у полностью развернувшихся листьев одного и того же яруса во всех вариантах, а также измерялось в одном ряду в четырех местах по длине пластинки по 50—60 клеток нижнего эпидермиса и рассчитывалось количество эпидермальных клеток на всю длину листовой пластинки.

## Результаты исследования и обсуждение

Как показали наблюдения, действие гиббереллина было заметно уже на следующий день после 1-го опрыскивания. Листья обрабатываемых растений все время росли сильнее (табл. 1) и по конечным размерам значительно превосходили листья соответствующих ярусов у необрабатываемых растений (рис. 1).

ТАБЛИЦА 1

Динамика роста листа, появившегося на побеге к моменту первого опрыскивания растений ежи сборной гиббереллином (30 VI 1960, средние данные по измерениям на 20 побегах, в см)

| Показатели учета | Варианты опыта | Даты измерений | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 4 VII | 7 VII | 9 VII | 11 VII | 13 VII |
| Длина выросшей (видимой) части листовой пластинки. | Опытный | 5.4 | 9.5 | 14.8 | 20.0 | 24.6 |
| | Контрольный | 6.2 | 9.0 | 12.4 | 14.6 | 16.0 |
| Среднесуточный прирост за предыдущий период. | Опытный | — | 1.4 | 2.6 | 2.6 | 2.3 |
| | Контрольный | — | 0.9 | 1.7 | 1.1 | 0.7 |

На рис. 1 видно, что у ежи сборной при выращивании на длинном дне размеры листьев с повышением их яруса увеличиваются в большей степени, чем при выращивании на коротком дне. У растений, опрыскиваемых раствором гиббереллина, выросшие после начала обработки 8-й и 9-й листья оказались значительно длиннее соответствующих листьев контрольных растений. В условиях же короткого дня длина 9-го листа при этом была почти такая же, как и у 9-го листа необрабатываемых растений, произраставших на естественном длинном дне.

Чтобы выяснить, является ли усиление роста листьев под действием гиббереллина явлением нормальным с точки зрения изменения ксероморфной структуры листьев по ярусам (Заленский, 1904), мы произвели учет количества устьиц на единице поверхности листа. Данные табл. 2 показывают, что у необрабатываемых растений при выращивании как на длинном, так и на коротком дне, закон Заленского проявляется довольно отчетливо: с повышением яруса листа количество устьиц на единице поверх-



ности листа увеличивается. Растения, произрастающие на коротком дне, оказываются более ксероморфными по сравнению с растениями, развивающимися в условиях длинного дня. Это несомненно связано с задержкой роста листьев (рис. 1—3). Значительное же увеличение размеров листьев, выросших при обработке гиббереллином, по сравнению с размерами листьев соответствующих ярусов у необрабатываемых растений сопровождалось очень сильным изменением степени ксероморфности их структуры. Количество устьиц на 1 кв. мм нижней поверхности у 8-го и 9-го листьев у обрабатываемых растений в условиях длинного дня было почти в два раза, а в условиях короткого дня более чем в два раза меньше, чем у растений контрольных вариантов.

ТАБЛИЦА 2

Количество устьиц на 1 кв. мм нижней поверхности листьев вегетативного побега ежи сборной

| Варианты опыта | | Ярусы листьев | | | | | | Достоверное изменение по ярусам при P = 5% |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 4-й | 5-й | 6-й | 7-й | 8-й | 9-й | |
| Длинный день | контроль | 41.7 | 46.9 | 51.6 | 50.7 | 55.8 | 58.2 | 3.9 |
| | гиббереллин | 42.2 | 45.8 | 44.7 | 34.3 | 31.7 | 32.6 | 3.4 |
| Короткий день | контроль | — | 51.8 | 55.4 | 64.9 | 71.4 | 71.2 | 4.6 |
| | гиббереллин | — | 47.6 | 50 0 | 41.5 | 31.2 | 26.7 | 4.1 |
| Достоверное изменение по вариантам при P = 1% | | 3.6 | 6.2 | 4.9 | 5.9 | 5.2 | 5.9 | — |

Если рассматривать эти данные в свете уже давно установленной зависимости ксероморфной структуры листьев от условий водоснабжения, складывающихся во время роста клеток (Sorauer, 1873; Заленский, 1904; Максимов, 1926; Лобов, 1945),

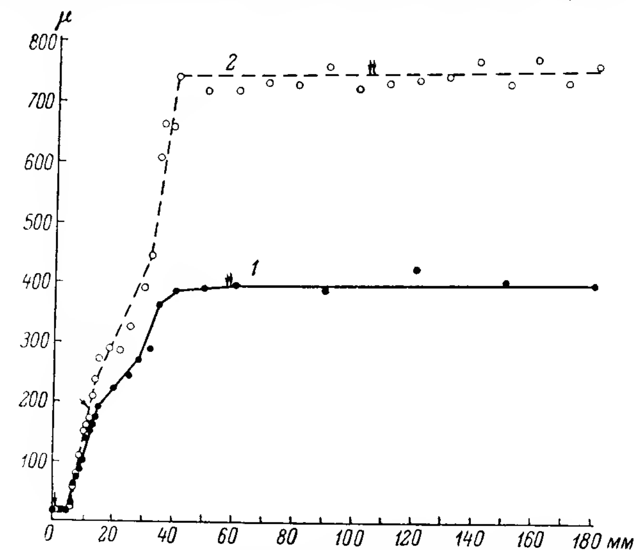



Рис. 2. Влияние гиббереллина на рост клеток нижнего эпидермиса листа ежи сборной.

*1* — лист контрольного побега; *2* — лист побега, ежедневно обрабатываемого гиббереллином. Обработка начата 30 июня, пробы взяты 9 июля. *Стрелкой на кривых* обозначено место наметившейся границы между влагалищем и пластинкой; *двойными стрелками* — верхняя граница «трубки», образованной влагалищем развернувшегося листа (длина ее у побега без обработки 58 мм, при обработке 105 мм). *По оси абсцисс* — расстояние от основания листа в мм; *по оси ординат* — длина клеток в μ.

то можно заключить, что влияние гиббереллина на растущие листья злаков осуществляется на фазе растяжения клеток. Это заключение очень четко подтверждается данными, представленными на рис. 2, где показаны результаты измерения длины клеток эпидермиса на разных участках растущего листа. На рисунке видно, что зона растя-

жения клеток у листа без обработки и при обработке гиббереллином начинается на расстоянии 5 мм от основания. На протяжении следующих 3 мм клетки удлиняются в одинаковой степени, но дальше у листа обрабатываемого побега размеры растущих клеток оказываются значительно больше, чем у листа необрабатываемого побега. В том и в другом случае рост клеток в длину прекращается на расстоянии 40 мм от основания листа, но окончательная длина клеток на выросшей части листа при обработке гиббереллином оказалась около 750 μ, а у листа контрольного побега — 400 μ.

ТАБЛИЦА 3

Влияние гиббереллина на рост листьев ежи сборной (опыт 1961 г., 9-й лист)

| Варианты опыта | | Длина листовой пластинки (в мм) | Средняя длина клеток нижнего эпидермиса (в μ) | Количество клеток в ряду по всей длине пластинки |
|---|---|---|---|---|
| Длинный день | Без обработки | 296 | 353 | 837 |
| | При обработке гиббереллином | 543 | 471 | 1153 |
| Короткий день | Без обработки | 71 | 181 | 391 |
| | При обработке гиббереллином | 295 | 520 | 565 |

Зона роста листа, как видно на рис. 2, занимает только часть отрезка растущего листа, скрытого во влагалище развернувшегося листа. При обработке гиббереллином она составила немногим меньше половины этого отрезка, равного 10.5 см, а у листа

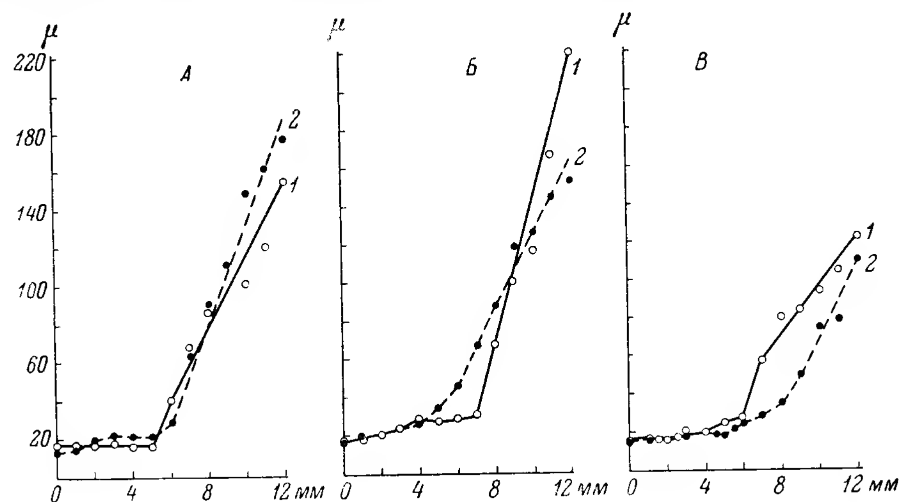



Рис. 3. Размеры клеток эпидермиса растущего листа ежи сборной в зоне деления и начале зоны растяжения.

*А* — пробы взяты 9 июля 1960 г. (начало кривых, показанных на рис. 2); *Б* — пробы взяты 12 июля 1961 г. — 9-й лист; *В* — пробы взяты 19 июля 1961 — 11-й лист. Растения выращивались на длинном дне. *1* — без обработки; *2* — при ежедневном опрыскивании раствором гиббереллина. *По оси абсцисс* — расстояние от основания листа (конуса нарастания побега) в мм; *по оси ординат* — длина клеток в μ.

необрабатываемого растения — две трети длины влагалища развернувшегося листа, которая составляла 5.8 см.

По рис. 2, где данные о размерах растущих клеток нанесены в мелком масштабе, трудно судить о влиянии гиббереллина на зону деления клеток, которая как у опытного, так и у контрольного листа при исследовании растущего листа 9 июля простиралась на 5 мм. На рис. 3 размеры эпидермальных клеток в зоне деления и в начале зоны растяжения показаны в крупном плане. Здесь видно, что в зоне деления средняя длина клеток у листьев, растущих при обработке гиббереллином и без обработки, одинакова. Нельзя также сказать и о том, что гиббереллин заметно изменяет протяженность зоны деления клеток. Она простиралась у опытных и контрольных листьев на одинаковое расстояние (рис. 3), но в других случаях у листьев, росших при опрыскивании гиббереллином, она была на 1—3 мм короче или несколько длиннее.



При выращивании растений в условиях короткого дня гиббереллин, как уже отмечалось (рис. 1), вызывал более сильную стимуляцию роста листьев в длину, чем в условиях длинного дня. Длина клеток эпидермиса на выросшей части листа была больше, чем у листа соответствующего яруса необрабатываемого растения. Но измерения длины клеток в нижней растущей части (зона деления и начало зоны растяжения клеток) заметного влияния гиббереллина тоже не выявили (рис. 4).

Нам не удалось провести наблюдений за митотической активностью клеток в зоне деления. Но мы сделали попытку выявить действие гиббереллина на процесс деления клеток у растущего листа косвенным путем, определив количество клеток эпидермиса на всей длине пластинки листа, выросшего при обработке гиббереллином и без обработки. Как видно из табл. 3, где представлены данные подсчета, количество клеток в одном ряду по длине листовой пластинки при обработке растений гиббереллином было при выращивании на длинном и на коротком дне в 1.4 раза больше, чем без обработки. Следовательно, усиление роста листьев у злаков в длину под влиянием гиббереллина происходит не только за счет увеличения размеров клеток, но и за счет образования большего количества клеток. К аналогичному выводу пришли недавно Гутридж и Томпсон (Guttridge, Thompson, 1959) в результате исследования эпидермиса черешков листьев земляники.

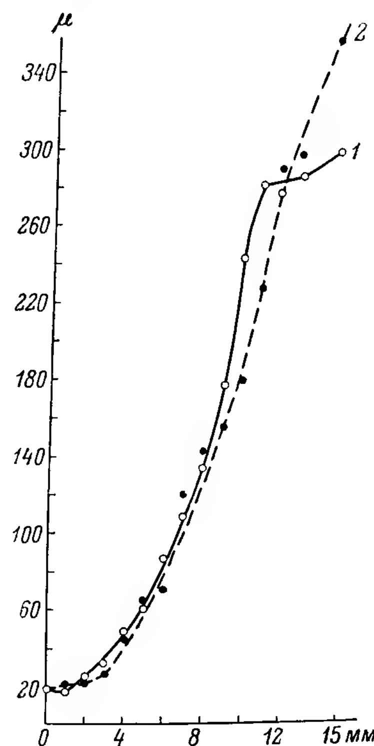



Рис. 4. Размеры клеток эпидермиса листа в зоне интеркалярного роста при выращивании растений на 10-часовом дне.

*1* — без обработки; *2* — при обработке гиббереллином. Пробы взяты 12 июля 1961 г., 9-й лист. *По оси абсцисс* — расстояние от основания листа в мм; *по оси ординат* — длина клеток в μ.

Увеличение количества клеток по длине пластинки листа, выросшего при обработке гиббереллином, произошло, вероятно, вследствие усиления митотической активности клеток в зоне деления, как это показано было для субапикальной зоны стебля у *Hyoscyamus* и *Samolus* (Sachs и др., 1959). Другой несомненной причиной этого является, по нашим наблюдениям, более продолжительная деятельность интеркалярной меристемы листа. У растений, обрабатываемых гиббереллином, каждый лист растет значительно дольше, чем соответствующий лист у растений, не получающих такой обработки. Так, например, в опытах 1959 г. у овсяницы луговой при выращивании на коротком дне при опрыскивании раствором гиббереллина 6-й лист развертывался на $3.0 \pm 0.5$ дней позднее, чем у растений неопрыскиваемых, а у костра безостого это отставание составило $4.7 \pm 0.8$ дня.

## Выводы

1. У вегетативных побегов ежи сборной *Dactylis glomerata* L. при ежедневном опрыскивании 0.005%-м раствором гиббереллина из расчета по 10γ на побег определялись размеры клеток эпидермиса в зоне интеркалярного роста растущих листьев и исследовалась структура нижнего эпидермиса у развернувшихся листьев.

2. Гиббереллин в сильной степени стимулировал рост листьев в длину, особенно при выращивании растений в условиях короткого дня.

3. Усиление линейного роста листьев под действием гиббереллина происходит как за счет более значительного увеличения размеров клеток в фазе растяжения, так и за счет увеличения количества клеток. На размеры клеток, находящихся в фазе деления и в начале фазы растяжения, гиббереллин не влияет. Увеличение количества клеток, составляющих листовую пластинку, происходит, очевидно, за счет более продолжительного функционирования интеркалярной меристемы.

## Литература

Заленский В. Р. (1904). Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевск. политехнич. инст., 4, 1 : 1. — Киршин И. К. (1962). К вопросу об интеркалярном росте листа у злаков. ДАН СССР, 142, 2 : 474. — Лебеденко Л. А. (1959). Влияние гиббереллина на деятельность апикальных меристем некоторых растений. Бот. журн., 2 : 215. — Лобов М. Ф. (1945). К вопросу об анатомических особенностях ксероморфной структуры листьев злаков. Тр. инст. физиолог. раст. АН СССР, 4, 2 : 190. — Максимов Н. А. (1926). Физиологические основы засухоустойчивости. — Чайлахян М. Х. (1958). Влияние гиббереллинов на рост и развитие растений. Бот. журн., 7 : 927. — Bommer D. (1961). Versuche zur Beeinflussung von Schossen und Blu-

tenbildung durch Gibberellinsäure bei perennierenden Graserarten. I mit. Zeitschr. Pflanzenzucht., 45, 2 : 105. — Brian R. W. (1959). Effects of gibberellins on plant growth and development. Biolog. rev., 34, 1 : 37. — Cooper J. F. (1958). The effect of gebberellic acid on genetic dwarf in *Lolium perenne*. New Phytologist, 57, 2 : 235. — Corns W. G. (1958). Effects of foliage treatments with gibberellin on forage yield of alfalfa, kentucky Bluegrass and winter wheat. Canad. Journ. Plant. Sci., 38, 3 : 314. — Feucht J. R. a. D. P. Watson. (1958). The effect of gibberellins on internodal tissues of *Phaseolus vulgaris* L. Amer. Journ. Bot., 45, 7 : 520. — Finn B. J. a. K. F. Nielsen. (1959). Effect of gibberellin on forage yields of six grass and legume species. Canad. Journ. Plant. Sci., 39, 2 : 175. — Greulach V. A. a. J. G. Haesloop. (1958). The influence of gibberellic acid on cell division and cell elongation in *Phaseolus vulgaris*. Amer. Journ. Bot., 45, 7 : 566. — Guttridge C. G., P. A. Thompson. (1959). Effect of gibberellic acid on length and number of epidermal cells in petioles of strawberry. Nature, 183, 4655 : 197. — Kato Y. (1955). Response of plant cells to gibberellin. Bot. Gaz., 117, 1 : 16. — Lang A. (1956a). Induction of flower formation in biennial *Hyoscyamus* by treatment with gibberellin. Naturwissenschaft., 43, 12 : 284. — Lang A. (1956б). Gibberellin and flower formation. Naturwissenschaft., 43, 23 : 544. — Pop Em., J. Barbat. (1961). Influenta gibberellinei asupra dezvoltarii orzului de toamnă in fazele timpurii. Comun. Acad. RPR, II, 12 : 1497 (цит. по Рефер. журн. биолог., 1962, № 20, реф. 20 г 245). — Sachs R. M., Ch. F. Beretz a. A. Lang. (1959). Shoot histogenesis. The early effects of gibberellin upon stem elongation in two rosette plants. Amer. Journ. Bot., 46, 5 : 376. — Sachs R. M. a. A. Lang. (1957). Effect of gibberellin on cell division in *Hyoscyamus*. Science, 125, 3258 : 1144. — Sorauer P. (1873). Einfluss der Wasserzufuhr auf die Ausbildung der Gerstenpflanze. Bot. Zeitung, 31 : 145. Stowe B. B. a. T. Yamaki. (1959). Gibberellins; stimulants of plant growth. Science, 129, 3352 : 807.

Уральский государственный университет им. А. М. Горького, г. Свердловск.

(Получено 1 II 1963).

УДК 582.662 (58)

**В. К. Василевская и М. П. Петров**

# ЦЕНТРАЛЬНОАЗИАТСКИЙ ЭНДЕМ *TETRAENA MONGOLICA* MAXIM.

С 9 рисунками

*Tetraena mongolica* Maxim. является одним из интереснейших растений пустынных областей Центральной Азии. Род *Tetraena* монотипный с очень ограниченным ареалом (рис. 1).

Публикуя в 1889 г. первоописание этого рода и вида *T. mongolica*, К. И. Максимович сделал его на основании тщательного описания плодов. Цветка в его распоряжении не было, так как сборы тетрены были сделаны Н. М. Пржевальским в сентябре, когда растение уже давно отцвело. Поэтому в диагнозе рода Максимович и отметил, что выделяемый им новый род «... предположительный, недостаточно известный. Отнесен к сем. *Zygophyllaceae* по сходству облика. Однако близость его к этому семейству загадочна». В соответствии с этим Энглер (Engler, 1896) в обзоре сем. *Zygophyllaceae* отнес тетрену в раздел родов с сомнительным положением. Позднее М. М. Ильин (1951) нашел возможным, анализируя тот же гербарный материал, которым располагал К. Максимович, включить тетрену в сем. *Malpighiaceae*, но с оговоркой, что и в нем она должна занять особое положение, так как по характеру древесины тетрена отличается от видов сем. *Malpighiaceae*. Основанием для отнесения к мальпигиевым послужило то, что в строении завязи Ильин усмотрел наличие париентальной плаценты, свойственной некоторым родам сем. *Malpighiaceae*. Кроме того, по мнению Ильина, плод тетрены типичный дробный, а не лопастная невскрывающаяся коробочка, как это было указано Максимовичем.

Во время экспедиции по пустыням Центральной Азии летом 1957 г. и в 1958 г. М. П. Петров дважды посетил Ордос и собрал там гербарные образцы тетрены в цветущем состоянии. Благодаря этому представилась возможность дать описание цветка.

Цветки мелкие, правильные, с двойным околоцветником, обоеполые, с легким ароматом табака, 5 мм длины, 4 мм ширины; цветоножка равна или чуть длиннее чашелистиков, 4—5 мм длины. Чашечка раздельнолепестная, из 4 желтовато-зеленоватых чашелистиков, 4—5 мм длины, 2 мм ширины, густо опушенных бесцветными изогнутыми волосками, прикрепленными спинной стороной. После завязывания плодов чашечка некоторое время сохраняется (рис. 2). Венчик из 4 тонких, белых, обратнояйцевидных лепестков, гладких. Тычинок 8, они высовываются из венчика ярко-желтыми пыльниками. Тычинки с бесцветными бахромчатыми чешуйками при основании тычиночных нитей, одинаковой длины. 4 тычинки прикреплены основаниями к лепесткам венчика, а 4 — к чашелистикам. В основании цветка имеется выступающий кольцеобразный слегка раздельный диск. Пыльцевые зерна тетрены, по описанию Л. А. Куприяновой,[1] трехбороздно-поровые, эллипсоидальные, в очертании эллиптические, с полюса трехлопастные; полярная ось 14.4—20 μ, экваториальный диаметр 10.8—17 μ; борозды длинные, немного не достигающие полюсов, к концам тонко оттянуто-заостренные, ширина борозд в экваториальной части 1.5—2 μ, поры едва заметны; экзина тонкая, 1.5 μ толщины, отчетливо двуслойная, 3-й слой незаметен, столбиковый слой слегка превышает подстилающий по толщине, тегиллум очень тонкий, поверхность экзины мелкоямчатая, ямчатость заметна только при иммерсионных увеличениях (рис. 3). Пыльцевые зерна в препаратах, взятых с образцов, собранных в 1957 г., не все имели одинаковый размер, некоторые зерна были недоразвиты, значительно меньшего размера и не совсем заполнены клеточным содержимым (рис. 3), возможно, что это было вызвано тем, что растения уже отцвели и из пыльников были извлечены остатки пыльцы. Однако пыльца, взятая с растений, собранных в полном цветении, была развита нормально.

Пыльцевые зерна тетрены имеют наибольшее сходство с зернами *Zygophyllum*. Завязь (рис. 4) верхняя, 4-раздельная, позднее также густо опушенная бесцветными волосками. Плацента центрально-угловая. Семяпочки расположены по 3—5 в гнезде, на длинных изогнутых ножках, торчащие, с продолговатым фуникулюсом, к обоим концам оттянутые, с базальной халазой и верхним микропиле, одна почти вдвое превышает другие. Столбик длинный, почти равный по длине тычинкам, загнутый кверху, оканчивающийся мелким головчатым рыльцем. После цветения столбик сохраняется довольно долго в углублении между лопастями плода. Чашелистики вогнутые и от этого цветок имеет сферическую форму; лепестки венчика немного высовываются из чашечки. В конце цветения цветок широко раскрывается, чашечка и венчик растопыриваются. Тычинки, прикрепленные к основанию лепестков венчика, также расходятся, а прикрепленные к основанию чашелистиков остаются тесно сближенными.

Сроки цветения и плодоношения тетрены таковы. Пржевальский собрал ее в начале сентября только с плодами. Сборы Петрова в первой половине июля оказались и с цветками и с плодами, последние преобладали. В первой декаде июня 1958 г. тетрена в том же районе была в полном цвету, но образования плодов еще не наступило. Следовательно, период цветения и плодоношения у тетрены растянут довольно сильно — с начала июля до начала сентября.

Плод — 4-, редко 3-раздельная лопастная, невскрывающаяся коробочка,[1] сидящая наверху очень короткого диска. Размер коробочки 5—6 мм длины, 3—4 мм ширины. Лопасти коробочки с боков сильно сжатые с обеих сторон, почти полулунные, вверху притупленные, почти сходящиеся, в нижней половине крылатые (рис. 5). Экзокарп губчатый, густо волосистый, с шелковистыми волосками, заостренными к концам. Эндокарп прозрачный, пленчато-кожистый, с 2—3 жилками по длине; жилки по направлению к краям разветвляющиеся, анастомозирующие.

Семя по абортивности одно, с базальным семяносцем, коротким и прямым, продолговатояйцевидное. Оболочка семени толстоватая, кожистая, снаружи бородавчатая. Эндосперм отсутствует. Зародыш зеленеющий, продолговатояйцевидный, с пло-

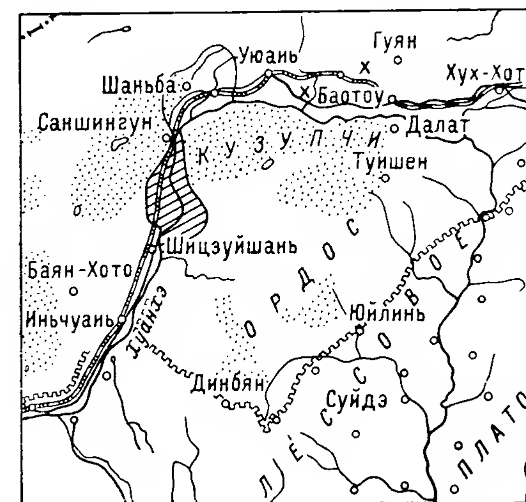



Рис. 1. Ареал *Tetraena mongolica* Maxim. в Центральной Азии. Ордос. х — изолированные местонахождения.

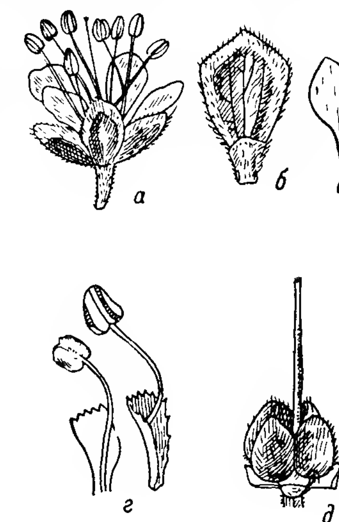



Рис. 2. Строение цветка *Tetraena mongolica* Maxim.

*а* — общий вид; *б* — чашелистик; *в* — лепесток; *г* — тычинка; *д* — завязь с диском.

[1] Пользуемся случаем выразить Л. А. Куприяновой глубокую благодарность за анализ и описание пыльцы тетрены.

[1] Описание строения плода и семени дано по К. И. Максимовичу (1889) с некоторыми дополнениями.

скими мясистыми семядолями. Корешок конический, направленный кверху, в 4 раза короче семени.

Приведенное описание цветков и плодов тетрены позволяет отнести ее, как это в свое время и сделал Максимович, к сем. *Zygophyllaceae*.

Наши возражения Ильину сводятся к следующему: а) плоды тетрены являются лопастной невскрывающейся синкарпной коробочкой, а не дробными, б) плацента тетрены типичная центрально-угловая, а не париентальная,[1] в) столбик тетрены действительно имеет головчатое рыльце, но такое строение рыльца встречается и в сем. *Zygophyllaceae*.

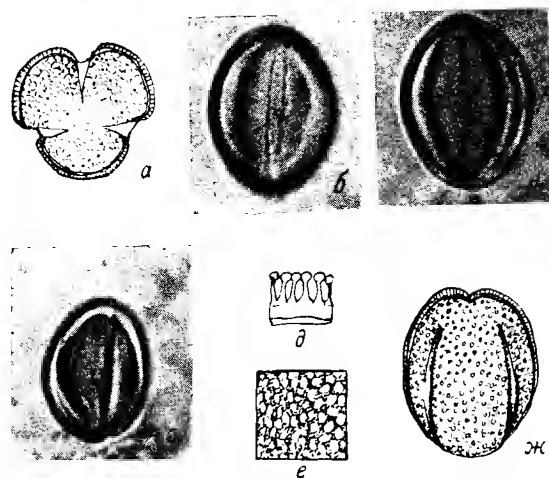



Рис. 3. Морфология пыльцы *Tetraena mongolica* Maxim. (по Л. А. Куприяновой, 1963 г.).

*а* — рисунок пыльцевого зерна, вид с полюса; *б* и *в* — микрофотоснимки пыльцевых зерен, вид с экватора; *г* — недоразвитое пыльцевое зерно; *д* — строение экзины; *е* — текстура экзины; *ж* — рисунок пыльцевого зерна с экватора.

Что же касается волосков тетрены, прикрепленных короткой ножкой, расположенной то в центре, то асимметрично, то этот признак является характерным не только для сем. *Malpighiaceae*, но и для сем. *Zygophyllaceae*. Так, у Энглера (Engler, 1896) отмечено, что у *Zygophyllum* sect. *Agrophyllum* имеются волоски с 2 горизонтальными коленами, прикрепленные серединой.

Все эти признаки, кроме особенностей древесины, соответствуют характеристике сем. *Zygophyllaceae*; по строению же древесины тетрена несколько отличается и от сем. *Zygophyllaceae* и от сем. *Malpighiaceae*. Однако это еще не дает основания судить о систематической принадлежности тетрены, характеристика этих семейств по анатомии древесин, составленная Меткалфом и Чоком (Metcalf a. Chalk, 1950), вообще недостаточно точная. В этом мы убедились при изучении древесин некоторых родов из сем. *Zygophyllaceae* (Василевская и Трубочкина, 1963).

*Tetraena mongolica* (рис. 6 и 7) — корявый, густо ветвящийся кустарник ксероморфного облика, высотой до 90 см, с темно-каштановой окраской старых ветвей и более светлой — молодых. Иногда ветви располагаются горизонтально, придавая растению своеобразный вид. Диаметр ствола у основания старых кустов до 2—3 см. Листья серовато-зеленые, густо опушенные, мелкие, до 5—7 мм длины и 2—3 мм ширины, линейно-продолговатояйцевидные. Верхушечная почка окружена 2 чешуями, кожистыми в основании, на конце пленчатыми, ширина почки превышает длину, почка выдается из пучка густо опушенных очень маленьких прилистников. Цветоножки пазушные, равные листьям или короче их, кверху и книзу изогнутые, едва длиннее коробочки.

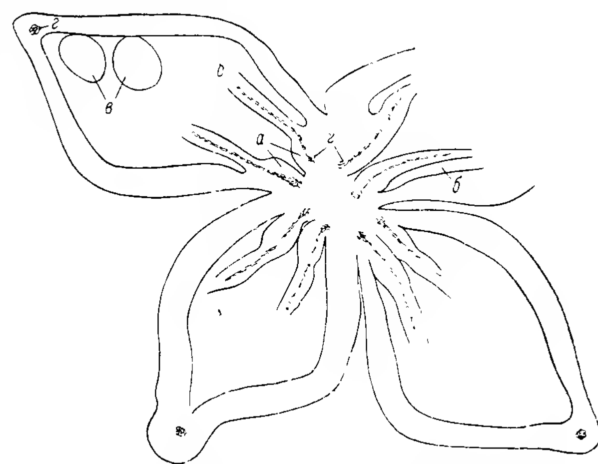



Рис. 4. Строение завязи *Tetraena mongolica* Maxim. на поперечном срезе. (Увел. 125).

*а* — плацента; *б* — ножки семяпочек; *в* — семяпочки; *г* — проводящие пучки.

Молодые побеги и листья покрыты двуконечными одноклеточными чешуйчатыми волосками, сидящими на коротких ножках, прикрепляющихся то в центре чешуйки, то явно асимметрично (рис. 8).

Окраска листьев и плодов очень сходная, на первый взгляд плоды по окраске трудно отличить от листвы.

[1] Ножки семяпочек у тетрены длинные и согнутые. Плаценты видны только на срезе у основания завязи. Если срез пройдет выше, то плаценты уже не видны, семяпочки же лежат прижатыми к стенке завязи. Это и ввело Ильина в заблуждение.



Древесина светло-желтая, очень прочная, с трудом режется ножом, но ломкая, хорошо горит, и тетрена у местного населения получила название масляного кустарника. Ветка тетрены с радиусом 4.4 мм имеет возраст 21 год. При этом годичные кольца первых 5 лет занимают 2 мм. Таким образом, ширина годичного слоя за последние 16 лет была всего лишь около 0.1 мм.

Древесина, по описанию В. К. Василевской и С. И. Трубочкиной (1963), четко подразделяется на ядро и заболонь. Внешние слои ее (заболонь) окрашены в светло-желтый цвет, а центральные (ядро) — в коричневый. Годичные слои не всегда достаточно хорошо различимы. Имеется более или менее отчетливая тенденция к кольцесосудистости. Сосуды и лучи простым глазом не заметны.

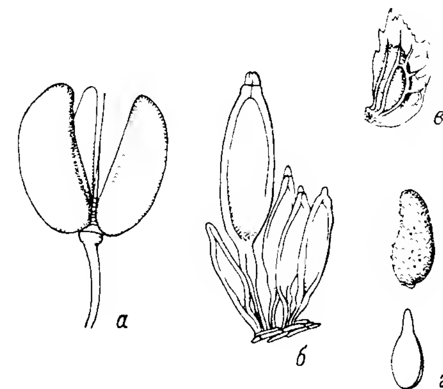



Рис. 5. Морфология плодов и семени *Tetraena mongolica* Maxim. (по К. И. Максимовичу, 1889). (Увел. 100).

*а* — 4-раздельная коробочка со столбиком; *б* — плацента с недоразвитыми семяпочками из одного гнезда; *в* — эндокарп с просвечивающим семенем, экзокарп разрушен; *г* — семя и зародыш.

Древесина (рис. 9) состоит из сосудов, волокнистых трахеид, волокон либриформа, тяжевой и лучевой паренхимы. Сосуды одного типа, членики от 56 до 287 μ длины. Стенки сосудов относительно толстые. Членики их более или менее удлиненные, бочковидные. Клювики у большинства отсутствуют, имеются лишь у немногих. Межсосудистая поровость очередная; поры мелкие, щелевидные, многочисленные. Спиральные утолщения отсутствуют. Перфорации простые.

Волокнистые элементы представлены волокнистыми тархеидами с плохо различимым окаймлением и волокнами либриформа (древесные волокна). Поры овальные, в 2 ряда. Волокна либриформа, составляющие основную массу древесины, с сильно утолщенными стенками, длиной 330—450 μ. Встречаются волокна с порами и без пор. Поровость простая. Древесина кольцесосудистая; сосуды многочисленные, преимущественно одиночные. Очертания просветов округлые и овальные.

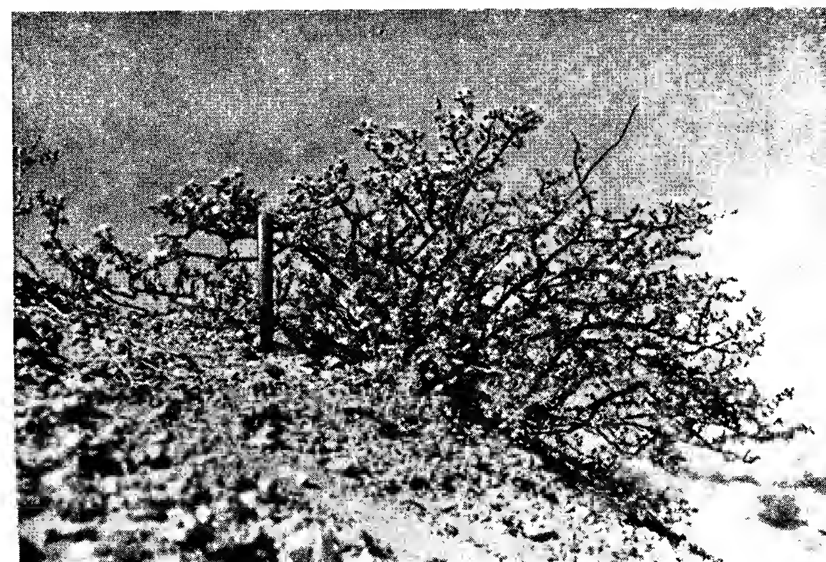


Рис. 6. Куст *Tetraena mongolica* на щебнистой осыпи в горах Арбисо. Зап. Ордос. 1957 г.

Древесная паренхима скудная, метатрахеальная (цепочки однослойные, 3—6 клеток) и вазицентрическая (группируется около сосудов в виде отдельных клеток и лишь иногда образует сплошное кольцо вокруг них). Клетки древесной паренхимы заполнены темным содержимым. Оболочки клеток тонкостенные и резко отличаются от основной массы волокон.

Лучи умеренномногочисленные, однорядные, гомогенные, очень узкие и низкие, высотой до 11 клеток. На поперечном срезе все лучи уже диаметров сосудов, при встрече

с сосудами почти вовсе не изгибаются; при переходе из одного слоя в другой лучи не расширяются; встречаемость лучей через 3—20 клеток. На тангентальном срезе лучи одного типа, в основном линейные; все клетки лучей одного типа — более или менее значительно вытянуты по оси ствола. На радиальном срезе клетки лучей стоячие. Утолщение стенок клеток луча довольно значительное. Ярусность в древесине отсутствует; камедных ходов нет.

По строению древесины тетрена отличается от представителей сем. *Malpighiaceae* (древесины, описанные Меткалфом и Чоком, 1950) и от исследованных нами родов сем.

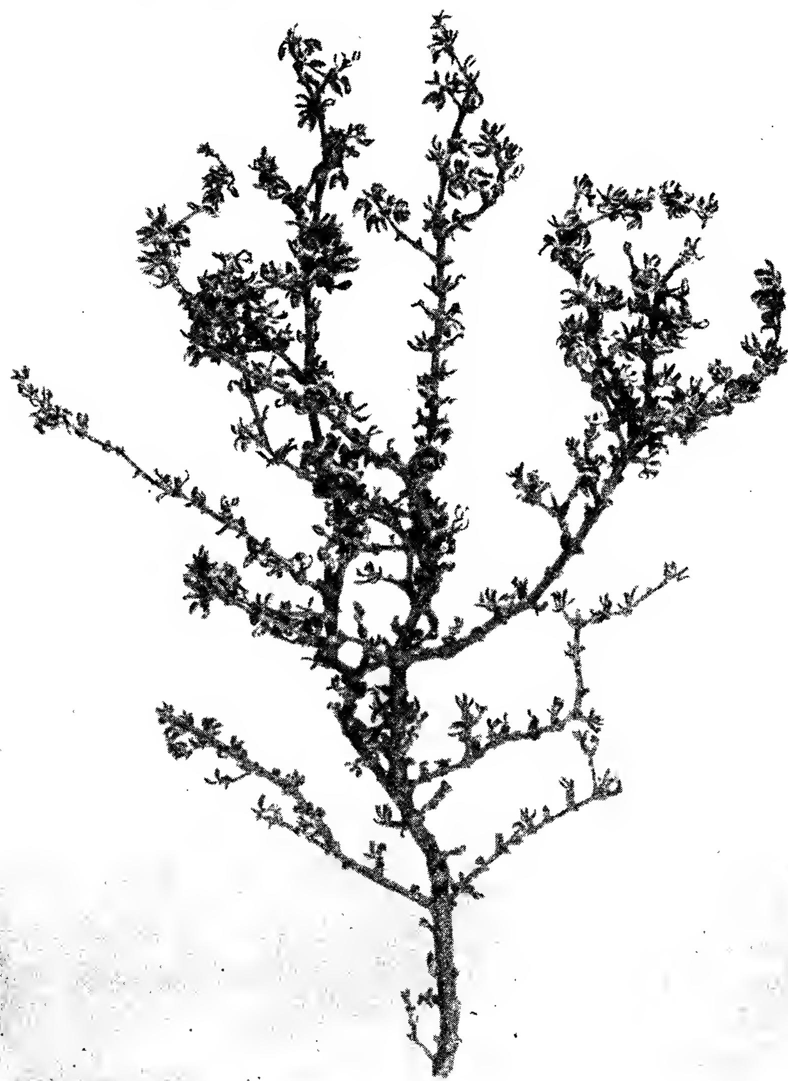


Рис. 7. Ветка *Tetraena mongolica* Maxim.

*Zygophyllaceae* и является в эволюционном отношении более подвинутым родом (см. таблицу).

Местообитания тетрены и фитоценотические особенности ее очень специфичны. Произрастает она одиночно или группами вместе с другими ксероморфными кустарниками — *Potaninia mongolica*, *Caragana tragacanthoides*, *C. stenophylla*, *Zygophyllum xanthoxylon*, *Salsola passerina*. Таким образом, тетрена является типичным ксерофитом центральноазиатских пустынь.

Тетрена была собрана впервые Пржевальским в северо-западном Ордосе, к югу от западной части песков Кузупчи в сентябре 1871 г.

Летом 1957 г., работая в составе Средне-Хуанхэской противоэрозионной комплексной экспедиции и летом 1958 г. в составе Цинхай-Ганьсуйской экспедиции Академии наук Китайской Народной Республики в районе среднего течения р. Хуанхэ (Желтая река), М. Петров собрал это растение несколько раз в тех же местах, где его собирал



Пржевальский при пересечении пустынной части Западного Ордоса, в районе изолированного небольшого горного хребта Алабусашань и Инзеньшань.

Горы Арбисо и Инзеньшань находятся на правом берегу р. Хуанхэ между городами Шицзуйшань и Саншингун. Это дикие, сухие, сильно расчлененные возвышенности со столообразными вершинами и скалистыми склонами. В них хорошо обособляется основной хребет Арбисо, имеющий в длину около 90 км и абсолютную высоту до 3015 м, а относительную около 900 м. К западу от него, ближе к реке, параллельно лежат меньшие по высоте, до 2600 м, горы Инзеншань (Намбарасен и Кантагери). Горы расчленены сухими, безжизненными ущельями с отвесными стенками, а в нижней части — оврагами и сухими руслами с очень разреженной мелко кустарничковой растительностью или совсем голыми.

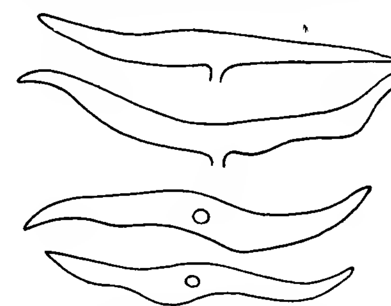


Рис. 8. Волоски, прикрепляющиеся к листьям серединой.

Сложены горы очень древними породами — синийскими кварцитами и известняками, песчаниками и сланцами верхнего палеозоя, меловыми песчаниками, пестроцветными глинами и песчаниками палеогена и грубообломочными четвертичными наносами, лежащими у подножья гор.

Расстилающаяся к северу, югу и востоку от гор Арбисо подгорная наклонная равнина сложена песчано-галечными наносами и ближе к горам грубообломочным материалом. Местами она расчленена сухими долинами и руслами, по которым стекают дождевые воды. Восточные русла, быстро разворачиваясь, направляются сначала меридионально, а потом идут на запад в долину р. Хуанхэ. Ширина подгорной равнины в восточном направлении около 25—30 км, а в западном до 5 км.

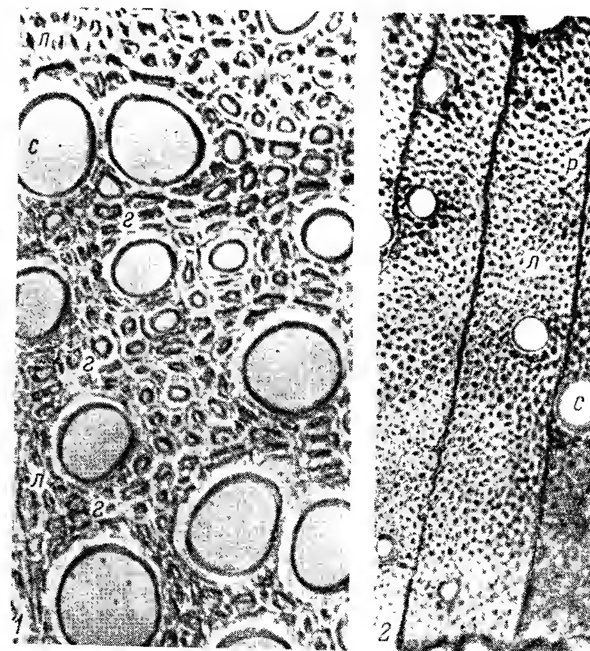



Рис. 9. Поперечные срезы древесины *Tetraena mongolica* Maxim.

*1* — 4 годичных слоя прироста (увел. 200); *2* — один из наиболее широких слоев прироста (увел. 100); *г* — границы узких слоев прироста; *л* — либриформ; *р* — радиальные лучи; *с* — сосуды, окруженные древесинной паренхимой.

Расположены горы Арбисо в зоне пустынь центральноазиатского типа. Климат здесь типично континентальный, с холодными зимами и жарким сухим летом. По данным метеорологической станции в г. Саншингун, расположенной в 70 км к северу от хребта, средняя годовая температура воздуха +7.1°, января —10.7°, а июля +23.5°. Годовая сумма осадков 135 мм, с максимумом выпадения во 2-й половине лета

Отличия в строении древесины рода *Tetraena* от древесин сем. *Malpighiaceae* (по Metcalf a. Chalk, 1950) и сем. *Zygophyllaceae* (по Василевской и Трубочкиной, 1963)

| | Волокнистые элементы | Паренхима | Лучи |
|---|---|---|---|
| *Tetraena* | Волокнистые трахеиды, волокна либриформа. | Скудная метатрахеальная и вазицентрическая. | 1-рядные гомогенные. |
| *Malpighiaceae* | Волокна либриформа. | Скудная иногда обильная паратрахеальная и диффузная. | 2—3-рядные, гетерогенные. |
| *Zygophyllaceae* | Точечные трахеиды, волокна либриформа. | Обильная апотрахеальная, диффузная — у р. *Zygophyllum*; скудная апотрахеальная, диффузная и вазицентрическая — у р. *Nitraria*. | 1—2—3—4-рядные, гетерогенные. |

(июль—сентябрь). Испаряемость превышает годовое количество атмосферных осадков примерно в 15—17 раз.

Почвы подгорной равнины могут быть отнесены к серо-бурым почвам песчано-галечных пустынь северного типа. Они маломощны и с грубым механическим составом. Подвижных и заросших песков здесь очень мало. Это один из самых сухих и безводных районов Ордоса, почти не освоенный даже под животноводство из-за недостатка водопоев и скудной растительности.

Растительность скалистых предгорий очень разреженная и представлена в основном низкими ксерофитными полукустарниками и кустарничками с эдификаторами *Reaumuria soongorica* Maxim., *Caragana tragacanthoides* (Pall.) Poir. v. *pallasiana* F. et M., *C. tibetica* (Maxim.) Kom., *Zygophyllum xanthoxylon* Baill., *Salsola passerina* Bge. Проективное покрытие почвы 20—25%.

Растительность группы гор Арбисо на западной окраине Ордоса в ботанико-географическом отношении исключительно интересна — это своего рода убежище центральноазиатских эндемов. Здесь на небольшой территории встречаются следующие виды: *Tetraena mongolica* Maxim., *Potaninia mongolica* Maxim., *Reaumuria trigyna* Maxim., *Pipthanthus mongolicus* Maxim., *Zygophyllum xanthoxylon* Baill. и др. Некоторые из них образуют ассоциации (*Tetraena*, *Potaninia*).

Описанная выше пустынная каменисто-щебнистая подгорная равнина гор Арбисо является типичным местообитанием для тетрены. Она была собрана в следующих местах.

а) Западный Ордос. В 20 км к востоку от переправы через р. Хуанхэ у г. Шицзуйшани; щебнисто-галечная подгорная равнина к югу от гор Арбисо с выходами скал. Июль, 1957 г.

б) Западный Ордос. Галечно-песчаная подгорная равнина к востоку от гор Арбисо. Июль, 1957 г.

в) Галечно-щебнистая подгорная равнина к северу от гор Арбисо, в 30 км к юго-востоку от г. Саншингун. Июль, 1957 г.

г) Щебнистые склоны гор Арбисо, по предгорьям. Июнь, 1958 г.

д) Северо-западные предгорья гор Арбисо, в 45 км к юго-востоку от г. Саншингуна. Июнь, 1958 г.

Китайским ботаникам тетрена хорошо известна. Она была найдена во Внутренней Монголии, помимо района гор Арбисо, еще в предгорьях хребта Дацин-Шань к северо-западу от г. Баотоу (Лю Тун-лай, 22 июля 1950 г.) и в районе поселка Шицуйцзы в округе Икочжоуман на галечниках и скалах; здесь она так же образует небольшие заросли (25 июля 1953 г.). Экземпляры этих сборов хранятся в гербарии Ботанического института Академии наук КНР в Пекине. Из европейских ботаников о тетрене как эндемичном растении, упоминает Рой (Roi, 1941).

Иконография тетрены не очень богата. Впервые рисунок этого растения (ветка, плоды, семена, зародыш) был опубликован Максимовичем (1899) при первоописании тетрены как нового рода и вида. Затем в 1941 г. изображение ветки тетрены было опубликовано Роем (Roi), а в 1958 г. — Ильиным.

Перечень известных местонахождений тетрены очень небольшой. Это указывает на ограниченность ее ареала как эндемичного растения центральноазиатских пустынь, в частности каменисто-щебнистых пустынь Ордоса. Весьма вероятно, что она может быть найдена, помимо хребта Арбисо, и в районе других останцовых гор Ордоса (Синьчжао и др.). Однако при самых тщательных поисках на останцовых хребтах пустыни Алашань (Баин-Ула, Баин-Нор и др.) и южнее, на сухих предгорьях Холаньшаня и Наньшаня, найти тетрену не удалось.

Таким образом, *T. mongolica* Maxim. является хорошо выраженным эндемичным растением пустынь Центральной Азии.



## Литература

Василевская В. К. и С. И. Трубочкина. (1963). Анатомическое строение древесины родов *Tetraena* Maxim., *Zygophyllum* L. и *Nitraria* L. Юбил. сб. к 50-летию Репетекской песчано-пустынн. станц. АН Туркм. ССР. — Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 67. — Ильин М. М. (1951). О систематическом положении рода *Tetraena* Maxim. Тр. Томск. гос. унив. им. В. Куйбышева, 116. — Максимович К. И. (1889). Перечень растений Монголии и прилежащей части Китайского Туркестана. В сб.: Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. ботаники. — Петров М. П. (1959). Растительность пустынь Центральной Азии (Ордос, Алашань, Бейшань) и особенности ее распределения. Бот. журн., 10. — Engler A. (1896). *Zygophyllaceae*. Pflanzenfamilien, III, 4. — Metcalf C. a. L. Chalk. (1950). Anatomy of Dicotyledons, I. — Roi J. (1941). Phytogeography of Central Asia. Bull. of the Fan. Memor. Inst. Biolog., Bot. ser., XI, I.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 13 III 1963)

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.1 (98)

**Б. А. Тихомиров.** Очерки по биологии растений Арктики. Изд. АН СССР, М.—Л., 1963, 154 стр.

Перед нами новая книга, посвященная биологии и экологии растений Крайнего Севера (в пределах тундровой и полярно-пустынной зон). Автор ее — известный знаток растительного мира Арктики Б. А. Тихомиров — поставил перед собой задачу дать сводку результатов выполненных им исследований и литературных данных об отношении к среде, ритмике развития, размножению и другим особенностям жизни арктических растений. В основу книги положены результаты исследований, выполненных им в 1936, 1937 и 1947—1949 гг. на севере Таймырского полуострова, однако приняты во внимание и результаты последующих наблюдений во время поездок в другие районы советской и зарубежной Арктики и Субарктики (север Якутии, Чукотка, арктическая часть Канады, Исландия). Некоторые предварительные итоги этих работ публиковались по мере их выполнения в ряде статей автора, однако в рассматриваемой книге все эти данные сведены воедино, пересмотрены и изложены наиболее полно.

Во введении Тихомиров отмечает, что в противоположность многим другим исследователям, стремившимся найти у арктических растений приспособленность к какому-то одному или нескольким, но не связанным друг с другом факторам (холод, физиологическая сухость, избыток света и т. п.), он считает необходимым анализировать биологические особенности растений Крайнего Севера как приспособленность к комплексу тесно связанных факторов. Поскольку флора Арктики в процессе ее формирования аккумулировала различные по генезису элементы с разными чертами биологии, автор полагает, что в природе не существует какого-то единого типа арктических растений. Жизнь растений в Арктике он рассматривает не как биологический тупик развития, характеризующийся деградацией и подавленностью растений, а как арену формообразования, где растения в свойственной им среде проявляют высокую жизненность и специфику развития.

В историческом обзоре изучения биологии растений Арктики подробно рассматриваются высказывания К. Бэра, А. Ф. Миддендорфа, Ф. Чельмана и других исследователей о специфических чертах жизни растений в Арктике. Заслуживает упоминания также как бы заново «открытая» автором для науки, забытая статья студента Петербургского лесного института В. Соколовского (1905), посетившего Новую Землю и высказавшего ряд интересных мыслей об условиях существования и характерных особенностях арктических растений.

В последующих главах охарактеризованы климатические и почвенные условия жизни растений в Арктике, отмечена малая активность микроорганизмов в почвообразовательном процессе. Приводится классификация местообитаний в тундре в зависимости от рельефа, условий увлажнения, степени развитости почвы, прогреваемости и других признаков. Затем, преимущественно по литературным данным, дается краткий обзор основных жизненных процессов растений Арктики (фотосинтез и накопление его продуктов, дыхание и т. п.). Далее следует глава о морфологических особенностях растений Крайнего Севера (характер опушения, облиственность, наличие прилистников и др.). Подвергая критике утвердившееся мнение, что арктические растения, как правило, ксероморфны в результате приспособления к физиологической сухости, автор указывает, что, например, на Таймыре большинство видов (около 90%) имеет в общем мезоморфный или мезогидроморфный характер, что находится в соответствии с характером преобладающих местообитаний. Здесь рассматриваются также различные приспособления растений, обеспечивающие лучшую защиту их зимующих частей от низких температур. Интересны данные об абсолютном возрасте некоторых арктических растений и методике его определения.

Устойчивости арктических растений к низким температурам, их росту в зависимости от погоды, результатам полевого исследования температуры различных частей растений в сопоставлении с температурой почвы и приземного слоя воздуха посвящен следующий раздел. Автор приходит к выводу, что у арктических растений наиболее защищены от зимних холодов почки возобновления, а наиболее чувствительны к низким температурам цветки. В связи с этим категорически утверждается, что перезимовка в цвету растений Крайнего Севера невозможна. Вошедшее в ботаническую (особенно учебную и популярную) литературу утверждение о якобы наблюдавшейся на Чукотке перезимовке цветущих экземпляров ложечной травы *Cochlearia arctica*, благополучно продолжавших цветение следующей весной после оттаивания, основано, как разъясняет автор, на вольной, неправильной интерпретации текста одного из параграфов сочинения Ф. Чельмана.

Далее рассматриваются особенности ритмики развития растений в условиях Крайнего Севера, их подснежное развитие. Вопреки предвзятому мнению некоторых исследователей приводятся убедительные доказательства существования достаточно четко выраженной сезонной смены аспектов растительных сообществ Арктики. Затем дается характеристика семенного и вегетативного размножения арктических растений. По наблюдениям автора, среди растений Арктики имеет большое значение энтомофилия, однако широко распространенное представление о крупных размерах цветков неверно: цветки диаметром более 2 см представляют не правило, а исключение, преобладают же растения с мелкими и средними цветками. Семена арктических растений распространяются преимущественно с помощью ветра; процент растений с сочными плодами, семена которых разносятся птицами, невелик. Отмечена способность семян некоторых видов растений дозревать под снегом.

В следующем разделе речь идет о разнообразных способах вегетативного размножения растений в Арктике. Хотя семенное размножение играет большую роль в жизни многих видов, основным доминантам тундровых растительных сообществ свойственна ярко выраженная способность к вегетативному размножению.

В главе о ценотических связях различных биологических групп растений наибольший интерес представляют оригинальные данные о микоризе, о микроорганизмах в ризосфере некоторых видов высших растений, о бактериальных клубеньках на корнях бобовых, а также о влиянии мохового покрова на жизнедеятельность более высоко организованных растительных организмов. Изложение фактического материала завершается кратким обзором жизненных форм растений Арктики. Эти формы намечены лишь предварительно, в самых общих чертах; детального разграничения и классификации их не дано.

В заключительной части книги сформулированы проблемы и очередные задачи изучения биологии растений Крайнего Севера СССР. Приведена обширная библиография (323 русских и 61 иностранный источник). Работа иллюстрирована рисунками характерных растений (с гербарных экземпляров) и несколькими графиками (всего 41 рис.). Книгу могли бы оживить фотоснимки растений в их природной обстановке, эта возможность, к сожалению, не использована.

Нельзя не отметить ряд спорных положений, упущений и недостатков, присущих рассматриваемой книге.

Хотя автор на стр. 115 утверждает, что «растительные сообщества — это арена существования и развития жизненных форм», он здесь же, противореча себе, заявляет, что для Арктики характерно «наличие огромного количества растений внеценозного существования». Правильнее было бы говорить в последнем случае о растениях-компонентах первичных, лабильных растительных сообществ, где определенные ценотические отношения существуют, но еще недостаточно выработались. Не приведено обоснование для утверждения, что *Betula nana* «прошла путь своего развития под пологом леса» (стр. 120); неясно также, почему этот вид отнесен к кустарничкам. *Thlaspi cochleariforme* трактуется на стр. 22 как «арктический кальцефил»; при этом, очевидно, упускается из вида, что названное растение распространено далеко за пределами Арктики в горных районах Средней Азии, Урала, Сибири и Северной Монголии (северная часть МНР).

Вызывают возражение некоторые термины. Так, россыпи с преобладанием камня и небольшими землистыми участками (стр. 20, 37) названы каменистыми, хотя правильнее было бы их именовать каменными. Противоречит правилам словообразования термин «амфибные» растения (стр. 21, 22, 124). Едва ли нужно вводить термин «нанизм» (стр. 27) в приложении к арктическим растениям, когда есть всем понятное слово «карликовость».

Некоторые фразы сформулированы недостаточно точно, что может привести к неправильному толкованию текста. Так, на стр. 15 мы читаем: «Продолжительность зимнего периода с отрицательными температурами воздуха, с промерзшей почвой, с т е м н о й п о л я р н о й н о ч ь ю достигает в Арктике 8—9 и даже 10 месяцев». Но ведь всем, в том числе и, конечно, автору, хорошо известно, что полярная ночь даже на полюсе продолжается не более 6 месяцев.

Неудачны такие фразы, как: «в Арктике своеобразно решается также вопрос о пигментации растений» (стр. 26); «переваривание высшими растениями грибного компонента» (стр. 110); «на Крайнем Севере жизнь растений начинается без полного сокодвижения, как это происходит в средних широтах» (стр. 75). По всей вероятности, автор хотел противопоставить в последней фразе Крайний Север средним широтам, но из текста следует аналогия. Неясно сформулированы мысли автора о различиях в «притоке к о с м и ч е с к о й энергии», якобы определявших разные формы и темпы эволюции на Земле (стр. 112). И далее следует вызывающая удивление фраза: «В связи с вращением с о л н ц а вокруг своей оси, а также наличием на земной поверхности складок любых масштабов во все периоды истории Земли осуществлялось неравномерное прогревание территорий на склонах разной экспозиции». Совершенно непонятно, почему автор упускает из вида основные факторы, определяющие неравномерность прогревания склонов разных экспозиций, — наклон земной оси к эклиптике и вращение Земли вокруг своей оси — и устремляет свое внимание на вращение солнца — фактор, значение которого в этом случае несоизмеримо меньше. На стр. 83—84 приводится цитата из В. Л. Комарова (1944), но в библиографии этот источник пропущен.

Допускается разнобой в русской транскрипции фамилий некоторых англо-американских исследователей. Так, Wilson переведено как Вилсон (стр. 59), Wager как Уэджер (стр. 24, 95). В отступление от принятой у нас транскрипции Shaw переведено не как Шоу, а как Шау (стр. 60), что противоречит также и фонетическим нормам английского языка.

Едва ли следовало перегружать книгу изображением в сущности идентичных корневых систем разных видов злаков (рис. 15, 16 и 17) и пушиц (рис. 35 и 36). Не было необходимости дважды дословно повторять одну и ту же цитату из работы В. Соколовского о защитной роли мохового покрова (на стр. 8 и 103).

Книга названа «очерками», что вполне отвечает ее содержанию. Арктические растения изучены еще в целом очень слабо. Хотя некоторые стороны их жизни уже достаточно выяснены, представления о других чрезвычайно скудны и противоречивы. Отсюда вытекает неизбежная неравномерность изложения, разные вопросы освещаются на неодинаковом уровне. Некоторые проблемы изучения биологии арктических растений впервые выдвигаются автором, в чем состоит его неоспоримая заслуга.

Работа как бы подводит итог длительному этапу изучения биологии арктических растений преимущественно визуальными методами. Из нее с очевидностью вытекает также необходимость постановки в Арктике серии стационарных и экспериментальных работ для более детального, углубленного изучения биологии, экологии и физиологии растений с применением современной научной аппаратуры и новейших методов. Некоторые исследования, начатые Тихомировым в этом направлении, могут послужить хорошей отправной точкой.

В целом книга Тихомирова должна быть оценена вполне положительно. Она будет полезна ботаникам, биологам-эволюционистам, агрономам и географам, как научным работникам, так и аспирантам и студентам высших учебных заведений. С интересом и пользой ее прочтут не только лица, непосредственно занимающиеся изучением растительного мира Крайнего Севера, но и специалисты, работающие в других ботанико-географических зонах нашей страны, так как в ней затрагиваются важные общие вопросы, представляющие теоретический и методический интерес.

*П. Л. Горчаковский.*

Институт биологии
Уральского филиала АН СССР,
г. Свердловск.

(Получено 4 V 1964).

---



# ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92

## ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА АЛЕКСЕЕВИЧА ПОВАРНИЦЫНА

Исполнилось 65 лет со дня рождения члена-корреспондента Академии наук УССР, доктора биологических наук, заведовавшего кафедрой общего лесоводства и дендрологии Украинской сельскохозяйственной академии, профессора Владимира Алексеевича Поварницына, скончавшегося 21 X 1962 г. в Киеве, на 63-м году жизни.



В. А. родился 27 июля 1899 г. в г. Вятке (г. Киров). После окончания Вятского реального училища он поступил в 1921 г. в Петроградский лесной институт (ныне Ленинградская лесотехническая академия имени С. М. Кирова) и в 1925 г. закончил его. В институте руководителями биологических кафедр были выдающиеся ученые — В. Н. Сукачев, М. Е. Ткаченко, Л. А. Иванов, К. К. Гедройц и другие, оказавшие большое влияние на формирование научного мировоззрения В. А.

Любовь к природе, к изучению растительности проявилась у В. А. еще на школьной скамье, когда он начал заниматься сбором растений. В 1921 г. он опубликовал в «Журнале русского ботанического общества» свою первую работу «Новые виды вятской флоры».

После окончания Лесного института В. А. был оставлен ассистентом кафедры ботаники и дендрологии, возглавлявшейся тогда талантливым исследователем и блестящим лектором проф. В. Н. Сукачевым. Работая в качестве ассистента, В. А. много времени уделял также исследованию лесов в различных районах СССР.

С 1935 по 1937 г. он работал доцентом Ленинградского университета и Ленинградского педагогического института.

В 1935 г. Президиум Академии наук СССР присудил В. А. Поварницыну ученую степень кандидата биологических наук без защиты диссертации. В 1937 г. Высшая аттестационная комиссия утвердила его доцентом, а в 1939 г., после защиты диссертации, доктором биологических наук и затем профессором.

С 1937 г. по 1945 г. В. А. работал в Красноярске, в Сибирском лесотехническом институте, в должности заведующего кафедрой ботаники и дендрологии, а также деканом лесохозяйственного факультета. В 1940 г. он был принят в члены КПСС.

В 1945 г. Министерством высшего образования СССР В. А. был переведен в Киевский лесохозяйственный институт (ныне Украинская сельскохозяйственная академия) на должность заведующего кафедрой дендрологии, где он и работал до последних дней своей жизни.

В 1948 г. В. А. Поварницын был избран членом-корреспондентом Академии наук УССР и с 1949 г. работал старшим научным сотрудником Института ботаники АН УССР.

37 лет жизни отдал В. А. работе в высшей школе, он подготовил немало аспирантов, многие из которых работают научными сотрудниками в различных исследовательских институтах.

Наряду с большой педагогической работой В. А. уделял много времени изучению лесов Советского Союза; он принимал участие в комплексных экспедициях Академии

наук СССР, Академии наук УССР и других научно-исследовательских учреждений в европейскую часть СССР (Крым, Полесье, лесостепь УССР, Карпаты, Ленинградская, Горьковская и Кировская области), на Кавказ (Абхазия, Черноморское побережье, Южная Осетия) и в особенности на Урал и в Сибирь (Зауралье, Алтай, Саяны, верховья Енисея, Прибайкалье, бассейн Ангары, Якутия и Дальний Восток). Эти экспедиции имели целью выявить земли, пригодные для сельского хозяйства, изучить леса в районе Ангарстроя, вдоль Байкало-Амурской магистрали и т. д.

В многочисленных экспедициях В. А. был собран и опубликован большой материал о растительности лугов, болот и особенно лесов различных районов СССР. Собранные им данные представляют большой практический интерес и вместе с тем служат ценным материалом для научных обобщений.

В. А. опубликовано свыше 50 работ, подготовлены к печати монографии по основным лесообразующим породам Сибири.

Из опубликованных работ наиболее значительны: «Кедровые леса СССР», «Растительность долины р. В. Ангары», «Леса и лесовозобновление в бассейне реки Б. Белой в Восточных Саянах», «Ліси українського Полісся» и др. В этих работах В. А. освещал вопросы, относящиеся к лесоведению, геоботанике, дендрологии и ботанической географии. Он много занимался исследованием типов лесов, их продуктивности, анализом динамики плодоношения и естественного возобновления древесных пород.

В. А. Поварницын является представителем школы советских геоботаников, возглавляемой акад. В. Н. Сукачевым. При установлении принципов классификации лесов В. А. исходил из основных положений этой лесотипологической школы, дополняя и развивая их далее.

Будучи последователем учения о типах леса классиков лесоводства Г. Ф. Морозова и В. Н. Сукачева, Поварницын в своих работах рассматривал лес как явление географическое. Он изучал лесную растительность в тесной связи с климатическими, геоморфологическими и почвенно-геологическими условиями, развивал идеи о взаимозамещающих географоклиматических рядах в горных районах.

В монографии «Кедровые леса СССР» он подробно разработал классификацию типов кедровых насаждений и на основании данных геологии, фитоценологии, ботанической географии и анализа пыльцы наметил генезис кедровников. Им также рассмотрены вопросы систематики, экологии, возобновления и орехопроизводительной способности кедра. Эта монография, основанная на десятилетних исследованиях автора в трудных климатических, а порой и бытовых условиях, вышедшая из печати в 1944 г., явилась первой работой такого рода в отечественной ботанической литературе. В работе «Растительность долины р. В. Ангары» (1933 г.) В. А. дал подробную и разностороннюю характеристику растительности этого района. Материалы этих исследований оказали немалую пользу при проектировании Ангарстроя.

Данные, сообщаемые Владимиром Алексеевичем в книге «Ангарская лесная экспедиция», о лесах и лесовозобновлении в бассейне р. Б. Белой в восточных Саянах (1934 г.), представляют большой производственный и научный интерес, так как этот район еще не был обследован в геоботаническом отношении вследствие удаленности его от населенных пунктов и труднодоступности (отсутствие дорог).

Монография В. П. Поварницына «Ліси українського Полісся», явившаяся результатом многолетней работы В. А. в Институте ботаники АН УССР, содержит основные принципы классификации и детальную характеристику типов лесов, образованных основными лесообразующими породами украинского Полесья. Этот труд содержит также материалы, имеющие существенное значение для осуществления задач в области лесного хозяйства на 1959—1965 гг.

В. А. в последние годы жизни изучал экзоты УССР; он считал необходимым обогащать видовой состав лесов Украины за счет внедрения новых быстрорастущих ценных пород с целью повышения производительности насаждений. В его работах нашли также отражение другие вопросы: изучение мелких форм древесных пород, формирование лесов в четвертичный период, принципы геоботанического районирования.

В. А. активно участвовал в общественной жизни, он был депутатом районного Совета депутатов трудящихся г. Красноярска, выполнял ряд партийных поручений. В. А. являлся членом Всесоюзного ботанического общества с 1926 г.

В 1954 г. за безупречную многолетнюю работу в высшей школе он был награжден орденом Ленина, а в 1945 г. медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.».

Внезапная смерть оборвала жизнь неутомимого труженика. Похоронен Владимир Алексеевич на Ломоносовском кладбище в 35 км от Ленинграда.

## СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. А. ПОВАРНИЦЫНА


**1921**

Новые виды Вятской флоры. Журн. Русск. бот. общ., 6, 1

**1926**

Бадан и условия его произрастания на Байкале. Изв. Главн. Бот. сада АН СССР, XXV, 3.

О северной границе дуба, орешника и клена в Вятской губернии. Лесовед. и лесовод., 1.





**1928**

(Совместно с Н. А. Коноваловым). К методике статистико-фитоценологического анализа лесных ассоциаций. Изв. Лесн. инст., XXXV.

**1929**

Лесной отряд Юго-Осетинской экспедиции. Осведомит. бюлл. Компл. экспед. исслед. АН СССР, № 21.

Произрастание лиственницы и ее возобновление в Баковском лесничестве Нижегородской губернии. Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. Госсельхозизд. «Новая деревня», М.

**1931**

(Совместно с Н. А. Коноваловым). Лесные ассоциации Баковского лесничества Нижнегородского края. Природа и хозяйство учебно-опытных леспромхозов Лесотехн. акад., 2.

Типы буковых лесов Джалабетского лесного массива Юго-Осетии. Тр. Совета по изуч. производит. сил, сер. Закавказская, 2.

**1932**

Изучение лесов в районе Ангарстроя. В сб.: Экспедиц. Акад. наук СССР, Л.

Леса Лено-Алданского водораздела по Сапыяхтахской тропе. Тр. Совета по изуч. производит. сил. К 10-летию Якутской АССР, 3.

Леса долины реки Алдана от г. Томмота до устья реки Ноторы. Тр. Совета по изуч. производит. сил. К десятилетию Якутской АССР, 3.

Основы морфологии растений. Сельхозгиз, М.-Л.

Программа для геоботанического изучения лесов. Программы для геоботанических исследований. Изд. АН СССР, Л.

Типы лесов долины р. Алдана от г. Томмота до устья реки Учура. Тр. Инст. по изуч. леса АН СССР, I.

**1933**

Растительность долины реки В. Ангары. В сб.: Экспед. Всесоюзной Академии наук за 1932 г.

**1934**

Леса и лесовозобновление в бассейне реки Б. Белой в Восточных Саянах. Тр. Совета по изуч. производит. сил, сер. Сибирская, 7.

**1936**

Типы лесов Абхазии. Тр. Совета по изуч. производит. сил, сер. Закавказская, 19.

**1937**

Почвы и растительность бассейна реки В. Ангары. Тр. Совета по изуч. производит. сил, сер. Восточно-сибирская, 4.

**1938**

Классификация и генезис кедровых лесов СССР. Изд. Лен. гос. унив.

Типы лесов Черноморского побережья между реками Сукко и Пшадой. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. III, Геоботаника, 4.

**1941**

Типы лесов сибирской лиственницы. В сб. Сибирск. лесотехн. инст., 2.

**1944**

Кедровые леса СССР. Красноярск.

**1949**

Даурская лиственница и ее значение для полезащитного лесоразведения. Лесн. хоз., 12.

Леса даурской лиственницы СССР, Бюлл. Моск. общ. испытат. прир., IV, 3.

**1950**

Ліси Закарпаття. Бот. журн. АН УРСР, VII, 3.

Сімдесятиліття академіка В. М. Сукачова, Бот. журн. АН УРСР, VII, 4.

**1951**

Дендрологічний сад Київського лісогосподарського інституту. Бот. журн. АН УРСР, VIII, 3.

О расхождении между двумя типологическими направлениями. Тр. совещ. по лесн. типолог. М.

1954

Вклад російських та українських вчених у вивчення рослинності УРСР. Бот. журн. АН УРСР, XI, 2.

1955

Академік Володимир Миколайович Сукачов. (До 75-річчя з дня нарождення). Бот. журн. АН УРСР, XII, 4.

Лесная растительность украинского Полесья и пути повышения ее производительности. Конф. по вопр. разв. производит. сил Полесья Укр. ССР, Тез. докл., Киев.

Лісова рослинність поліської частини Ровенської області. Бот. журн. АН УРСР, XII, 1.

1956

Леса из сибирской пихты СССР. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения.

Ліси Північної Буковини і їх відновлення. Виїзна сесія Відділу біологічних наук АН УРСР по проблемі вивчення флори і фауни Карпат. Тези доп., Киев.

Пам'ть Андрія Максимовича Гурмази. Укр. бот. журн., XIII, 1.

Производительность степных насаждений УССР. Научн. тр. Укр. с.-х. акад., VIII.

1957

Геоботаническое районирование территории УССР. Тез. докл. на совещ. по естеств.-истор. районир. Укр. ССР для целей сельск. хоз. Киев.

Ліси Північної Буковини та їх поновлення. В сб.: Сільськогосnод. наука до 40-річчя Великого Жовтня. Киев.

Принципи класифікації лісової рослинності Української РСР. Укр. бот. журн., XIV, 4.

Принципы классификации сосновых лесов Украинской ССР. Научн. сесс., посвящ. 100-летию со дня рожд. Г. Н. Танфильева. Тез. докл. Одесск. унив.

Сосновые леса Украинской ССР и их возобновление. Укр. Акад. с.-х. наук, отд. лесовод., гидротехн. и мелиорац. Тез. докл. июльск. сесс.

(Совместно с Н. И. Шендриковым). Типи лісу дослідного лісництва Академії наук УРСР «Феофанія». Укр. бот. журн., XIV, 1.

1958

Возобновление в сосновых лесах украинского Полесья в связи с их типами. Научн. тр. Укр. с.-х. акад., IX. Киев.

(Совместно с Н. И. Шендриковым, Б. М. Махметом). Досвід вирощування тополі та перспективи їх культури. Вісник сільськогоспод. науки, 6.

Лесная растительность украинского Полесья и пути повышения ее производительности. Тр. конф. по вопр. развития производит. сил Полесья УССР, I. Киев.

(Совместно с В. Ф. Мандро). Результати інтродукції дуба червоного в лісостеповій зоні Української РСР і використання цієї породи в лісовому господарстві. Вісник сільськогоспод. науки, 10.

Сосновые леса Сибири. Делегатск. съезд ВБО (май 1957). Тез. докл., IV. Секц. флоры и растит., 2, Л.

1959

Классификация типов лесов из Сибирской ели в СССР. Матер. по классиф. растит. Урала. Тез. докл. на совещ. (октябрь 1959), Свердловск.

Ліси українського Полісся. Вид. УРСР, Киев.

1960

Соснові ліси Української РСР. Наукові праці лісогосподарського факультету УСГА, XIII, 7.

1962

Растительность заповедника «Столбы». Лесн. журн., 2.

(Совместно с Н. Е. Антонюк). Створення культур горіха черного у Вінницькій області. Практичні рекомендації з лісового господ. УАСГН.

Типы лесов сибирской ели в СССР. В сб.: Научн. работы лесохозяйств. факульт. Укр. с.-х. акад.


*И. И. Полубояринов.*


Украинская
Сельскохозяйственная академия,
Киев.



(Получено 16 I 1963).




# НАУКА ЗА РУБЕЖОМ


УДК 580.006 (597.1)


## ПЕРВЫЙ ТРОПИЧЕСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ЗАПОВЕДНИК ДЕМОКРАТИЧЕСКОЙ РЕСПУБЛИКИ ВЬЕТНАМ [1]

Активное участие ботаников в широкой братской помощи советского народа молодым развивающимся странам в освоении и умножении их природных богатств и в подготовке национальных кадров настоятельно требует широкой постановки совместных экспедиционных и стационарных ботанических исследований в тропиках. Особенно важно участие в этих исследованиях наряду с опытными местными и советскими специалистами молодых ботаников, садоводов и лесоводов обеих сторон.

С другой стороны, нет нужды доказывать, насколько необходимо изучение растительного мира тропиков, колыбели жизни на всей суше, ботаниками всех специальностей как Советского Союза, так и других стран. Это необходимо для все более глубокого проникновения в законы природы, в историю формирования флоры и растительности нашей страны и всей планеты, в эволюцию и географию морфологических и химических признаков растений, включая важнейшие для практики. Многообразие растений тропиков и отсутствие у них обязательного периода покоя делает флору тропиков неиссякаемым источником полезных и красивых растений для выращивания в теплицах, жилых и общественных зданиях круглый год в любой точке, до полюсов включительно, а также на будущих космических станциях. В ближайшее время большие зимние сады станут обязательной принадлежностью каждого дома культуры, каждой больницы и школы. Ботанические сады должны готовиться к этому, отбирая ассортимент, разрабатывая агротехнику и готовя кадры, руководства и справочники. Для всех этих целей прежде всего необходимо стремиться ликвидировать пробелы в тропических коллекциях советских ботанических садов, гербариев и музеев.

Среди социалистических государств только две республики целиком расположены в тропической зоне — Куба и ДРВ. Это придает им особое значение в экономическом и культурном сотрудничестве социалистических стран, в частности в развитии биологических и географических наук.

Благодаря высокой влажности воздуха, большому количеству осадков и отсутствию засушливого сезона вся территория ДРВ от уровня моря и до высоты 3142 м — высшей точки всего Индокитайского полуострова, находящейся в горном массиве Фан-Си-Пан, без вмешательства человека была бы покрыта лесом. За историческое время на 87% лесной площади богатые первичные леса были разрушены беспорядочной рубкой и пожарами; главной причиной последних была подсечно-огневая система земледелия в горах и выжигание вторичных травяных саванн.

На равнине и в нижнем поясе гор до высоты около 600 м местами сохранились тропические вечнозеленые дождевые леса или гилеи, в которых отдельные деревья достигают высоты 60 м. Здесь господствуют представители семейств *Anacardiaceae*, *Burseraceae*, *Combretaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Euphorbiaceae*, *Guttiferae*. *Lauraceae*, всех трех подсемейств *Leguminosae*, *Meliaceae*. *Moraceae*, *Sapindaceae*, *Tiliaceae*. Среди лиан и эпифитов, а также в подлеске и напочвенном покрове представлены семейства *Acanthaceae*, *Apocynaceae*, *Araceae*, *Commelinaceae*, *Compositae*, *Cucurbitaceae*, *Dioscoreaceae*. *Myrsinaceae*, *Orchidaceae*. *Palmae*, *Piperaceae*, *Rubiaceae*. *Urticaceae*, *Verbenaceae*, *Vitaceae*, *Zingiberaceae* и др., много видов папоротников, селагинеллы, дикие бананы, бегонии. Мхи, в том числе печеночники, и лишайники, отсутствующие на почве, заселяют стволы, ветви и листья деревьев и кустарников.

Среднегорные вечнозеленые тропические дождевые леса поднимаются до 1700—1800 м. Здесь преобладают деревья из семейств *Altingiaceae* (*Altingia takhtadjani*, *Liquidambar formosana*), *Betulaceae* (*Alnus nepalensis*, *Carpinus* sp. div.), *Cupressaceae* (*Fokienia hodginsii*), *Fagaceae* (*Castanopsis* sp. div.. *Pasania* sp. div.. *Quercus* sp. div.), *Juglandaceae* (*Annamocarya tonkinensis*). *Magnoliaceae*, *Theaceae*, древовидные папоротники; под пологом деревьев и на опушках — кустарниковый *Hypericum patulum*

[1] По соглашению между Государственным комитетом наук ДРВ и Академией наук СССР я посетил Демократическую Республику Вьетнам с 9 апреля по 1 июля 1963 г. и объехал с вьетнамскими товарищами бóльшую часть ее территории. В предлагаемом кратком сообщении использована часть предоставленных мне материалов, а также личные наблюдения.

несколько видов *Rubus* и др.; на ветвях вместе с эпифитными папоротниками и мхами — *Rhododendron* и *Vaccinium*. Уже на высоте 1300 м отмечаются зимние заморозки до —2°.

Еще выше, в полосе частых туманов и дождей, растут верхнегорные тропические туманные леса с еще большим участием хвойных: *Dacrydium pierrei*, *Fokienia hodginsii*, *Libocedrus macrolepis*, *Podocarpus imbricatus*, *Tsuga yunnanensis* и др., а из покрытосемянных — вечнозеленых дубов, кастанопсисов и рододендронов, увешанных густыми бородами мхов и лишайников. Зимой здесь выпадает, а на вершинах и лежит снег.

Чаще, чем первичные леса, в ДРВ встречаются вторичные, после вырубки и пожаров, леса, травяные и кустарниковые саванны и бамбуковые заросли; на песках (тропических подзолах) растут сосняки из *Pinus merkusii*, а на берегах океана и низовьев рек, заливаемых приливами, — мангровы, невысокие рощи и кустарники из представителей *Rhizophoraceae*, *Verbenaceae*, *Acanthus ilicifolius* и др.

Обширные низменные равнины ДРВ, наиболее густо заселенные, выглядят как сплошное море рисовых полей, дающих два урожая в год. По нему разбросаны острова сел, утопающих в высокой зелени пальм, главным образом арековой, местами кокосовой, бананов, папайи, высоких курчавых бамбуков и *Melia azedarach*. Мелию и бамбуки разводят для поделок.

Главное управление лесной промышленности ДРВ и секция охраны природы Государственного комитета наук наметили для заповедания несколько лесхозов в разных частях страны. Кроме того, во многих лесхозах выделены заповедные участки.

7 июля 1962 г. приказом премьер-министра ДРВ учрежден заповедник Кук-Фын (Cúc Phương) в районе Нё-Куан провинции Нинь-Бин, в 140 км (на прямую около 70 км) к юго-западу от Ханоя. Первобытный лес сохранился потому, что урочище ограждают два известняковых хребта высотой до 635 м, оставляя только один проход с востока и благодаря тому, что здешние жители не выжигают леса. Общая площадь заповедника — около 25 000 га, из них 11 000 занимает девственный лес, 6000 — лес с небольшими порубками и маленькими поселками и рисовыми полями народности «мы» (всего около 200 человек), а на 8000 га, у входа — вторичные леса и кустарники с широкими полянами.

В долине, где расположен заповедник, много карстовых воронок, под которыми, очевидно, имеются пещеры. Почвы — красные, местами желтые, ферралитные, с pH 6—7. Растительность, по Тай ван Чыну, — вечнозеленый сомкнутый лес, дождевой и сверхвлажный тропический, на известняках. Самым большим гигантом из показанных мне было трехствольное дерево *Terminalia myriocarpa* из сем. *Combretaceae*, около 50 м высоты; другие гиганты, виденные мной, это *Anogeissus tonkinensis* из того же семейства, *Aglaia gigantea* и *Chukrasia tabularis* из *Meliaceae*, *Parashorea stellata* из *Dipterocarpaceae*, *Dracontomelon mangiferum* из *Anacardiaceae*, *Canarium nigrum* из *Burseraceae*, *Castanopsis* sp. из сем. *Fagaceae*, фикусы и др. Большинство крупных деревьев имеет хорошо выраженные досковидные корни. Из деревьев II яруса были очень заметны *Saraca dives* (*Caesalpiniaceae*), цветущая крупными соцветиями ярко-оранжевых цветков, *Pithecelobium* sp. (*Mimosaceae*), *Helicia lobata* (*Proteaceae*), *Liquidambar formosana* (*Altingiaceae*), *Cinnamomum inermis* (*Lauraceae*) с душистой корой, пахнущей корицей, *Trevesia palmata* (*Araliaceae*). В подлеске выделяются пальмы: *Arenga saccharifera*, *Caryota bacsonensis*, *Didymosperma* sp., *Pinanga* sp.; из других семейств — *Sterculia nobilis* (*Sterculiaceae*) с бархатистыми пурпурными плодами, *Mussaenda* sp. div. (*Rubiaceae*) с белоснежными крупными прицветными листьями, *Clerodendron foetidum* из *Verbenaceae*, *Tabernaemontana* sp. из *Apocynaceae*, похожая на драцену *Liriope spicata* (*Hemodoraceae*), *Pandanus* sp. и др. У многих деревьев и кустарников цветки и плоды образуются на стволах и толстых ветвях (каулифлория). Много лиан обвивают стволы и ветви *Desmos* sp. (*Anonaceae*) толщиной 15 см, *Tetrastigma platycaule* (*Vitaceae*) с плоскими стеблями, 12 см ширины, колючие ротанги *Daemonorops margaritae* и *Calamus* sp. (*Palmae*), *Bauhinia* sp. (*Caesalpiniaceae*), 10 см толщины, *Gnetum gnemon* (*Gnetaceae*), *Vernonia* sp. (*Compositae*), *Rhaphidophora* sp., *Pothos quadrifolia* и *Epipremnum pinnatum* (*Araceae*), *Dioscorea* sp. div., папоротник *Lygodium* sp. и др. Травянистых растений также было немало: *Alocasia macrorhiza*, *Aglaonema* sp. div., *Arisaema* sp. и *Amorphophallus* sp. (*Araceae*), *Curculigo* sp. (*Amaryllidaceae*), *Alpinia globosa* (*Zingiberaceae*), *Piper* sp. div., *Peperomia* sp. (*Piperaceae*), *Elatostema* sp. (*Urticaceae*), *Begonia* sp., *Tacca paxiana*, *Saururus chinensis*, *Polygonatum* sp. высотой 1.5 м с пурпурными цветками, *Solanum* sp., множество наземных папоротников, в том числе крупные *Angiopteris* sp.; эпифиты: папоротники *Drynaria fortunei* и *Asplenium nidus*, *Dischidia* sp. (*Asclepiadaceae*), орхидеи и много других. Мхи, печеночники и лишайники обитают только на стволах, ветвях и листьях.

Животный мир насчитывает свыше 130 видов зверей и птиц, в том числе обезьяны, олени, летучие собаки, медведи, попугаи, дикие куры и др. Встречаются кобры, древесные лягушки. В жилищах — ящерицы гекконы. Лес наполнен звоном цикад, ночью во всех направлениях носятся яркие светляки. Много пиявок (нескольких видов) подстерегает путника; но, к счастью, оказалось, что они, как и москиты, боятся одеколона и крема с диметилфталатом.

Лес Кук-Фын — достаточно типичный тропический вечнозеленый дождевой лес: по богатству флористического состава, особенно деревьев, по наличию у них досковидных корней, куалифлории, кожистых листьев, по обилию лиан и эпифитов. Этот большой и хорошо сохранившийся участок тропического леса имеет огромную ценность для исследователей, учащихся и туристов.

Государственный тропический ботанический сад-заповедник Кук-Фын намечено сделать комплексным научно-исследовательским и просветительным учреждением, изучающим и пропагандирующим вопросы рационального использования, сохранения, восстановления и обогащения растительных и животных ресурсов влажного тропического леса. В западной части, наиболее хорошо сохранившейся, расположен абсолютный заповедник, где запрещено всякое вмешательство человека, кроме охраны и наблюдений. В средней части — лесопарк, где проводится уход за лесом и подкорм животных и допускается ограниченный, с разрешения дирекции, сбор гербария и семян. В лесопарке будут несколько хижин для персонала и для отдыха посетителей. В восточной части разместятся опытные и коллекционные посадки ботанического сада (географические, систематические, биологические, экономические), в том числе большой орхидарий, зоопарк и опытные станция — лесная, зоологическая и тропического плодоводства и овощеводства. Здесь же намечены основные постройки — лабораторные, административные, жилые и хозяйственные, подсобное хозяйство и туристская база.

Несомненно, что будет развиваться также учебно-опытное лесничество Кау-Хай в провинции Фу-То с первым в республике дендрологическим садом, с начатыми здесь опытами по лесокультуре, по физиологии деревьев и по эрозии почв. Эксперименты по закреплению песков посадками казуарины ведутся в лесхозе Южный Куан-Бинь.

Совершенно исключительный интерес для ботанической, сельскохозяйственной и лесной науки представляет район горного курорта Ша-Па и горного массива Фан-Си-Пан. Уже на высоте 1300 м в лесах, сильно нарушенных, растения тропиков встречаются с представителями северных лесов, пришедшими через Гималаи и горы Юньнани: *Alnus nepalensis*, *Carpinus pubescens*, *Rhododendron chapaense*, *Vaccinium* sp., *Primula chapensis*, *Tilia* sp.[1] и др. Выше, на горе Фан-Си-Пан, куда нам, к сожалению, не пришлось подняться, бореальных элементов еще больше. Кроме того, на этой высочайшей горе Вьетнама (3142 м) многие тропические роды растений прошли многовековую акклиматизацию в суровых высокогорных условиях. Изучение тех и других ботаниками разных специальностей очень важно для понимания эволюции растительного мира и процессов формирования северных и альпийских флор. Оно может дать важные практические результаты для интродукции растений на север и в горы. Поэтому следует надеяться, что на склонах Фан-Си-Пана будет создан второй после Кук-Фына ботанический сад-заповедник (горно-тропический). В Ша-Па несомненно вырастет большой горноклиматический курорт, и уже поэтому леса вокруг будут сохраняться и восстанавливаться.

В Ша-Па хорошо удается семеноводство капусты, моркови и других овощей умеренных стран и имеется много садов персика. Поэтому здесь, очевидно, будет опытная селекционная станция северного плодоводства и огородничества, испытывающая и отбирающая для горных районов ДРВ лучшие советские, китайские и другие сорта цитрусовых, винограда, плодовых деревьев и овощей умеренных стран. Перспективна селекция вьетнамских диких *Rubus*, *Prunus*, *Castanopsis*, *Annamocarya tonkinensis* и других плодово-ягодных и орехоплодных растений и их гибридизация с лучшими мировыми сортами.

Тропический ботанический сад-заповедник в Кук-Фыне и горно-тропический в окрестностях Ша-Па (на Фан-Си-Пане) с опытными станциями, а также намечаемый к созданию Национальный гербарий в Ханое дополнят существующие институты леса и лекарственных материалов с сетью питомников, а также ботанические кафедры Университета, Педагогического и Сельскохозяйственного институтов и послужат базой для развития ботанической науки в ДРВ. Пожелаем им больших успехов.

Выражаю глубокую благодарность организациям ДРВ и их руководителям и работникам за предоставленную мне возможность узнать богатую тропическую природу республики и ее трудолюбивый талантливый народ, за превосходную организацию экспедиции и за любезное согласие на публикацию собранных мной материалов, а ботаникам — доктору биологических наук Тай ван Чыну, Нгуэн ань Тьепу и Льонг нгок Тоану — за полевое определение растений.

### Литература

Ричардс П. У. (1961). Тропический дождевой лес. — Тхай-ван Трунг (Тай ван Чын, Thái-văn Trủng). (1962). Экология и классификация лесной растительности Вьетнама. Автореф. диссерт., БИН, Л. — Фридлянд В. М. (1961). Природа Северного Вьетнама. — Фридлянд В. М. (1963). Почвы и коры выветривания влажных тропиков (на примере Северного Вьетнама). Автореф. диссерт., Инст. географии АН СССР. М. — Lê-Khá-Kê. (1962). Phân loại thực vật (Систематика растений, на вьетнамском яз.). — Nguyễn Tạo. (1963). Tích cực báo vệ thiên nhiên (Активная охрана природы, на вьетнамском яз.).

*Н. А. Аврорин.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 VI 1964).

---

[1] Нами были найдены под крутым склоном прицветные листья *Tilia* sp., впервые указываемой для Вьетнама.

# ХРОНИКА

УДК 561 : 001.8 : 378.4 (471.41)

## РАБОТЫ ПО ПАЛЕОФЛОРИСТИКЕ И МИКРОФИЛОГЕНИИ НА КАФЕДРЕ СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ КАЗАНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА ИМЕНИ В. И. УЛЬЯНОВА-ЛЕНИНА

Современный растительный мир мы познаем как совокупность видов (флора) и как серию фотоценозов (растительность). При изучении ископаемых растительных остатков мы также пытаемся восстановить состав флоры и облик фитоценозов, оставивших растительные остатки. Черты ближайшего прошлого в современном растительном покрове улавливаются и путем изучения реликтов, которые дополняют палеоботаническую документацию для ближайших к нам отрезков четвертичной и даже позднетретичной истории. Выявляемые таким образом палеофлористические ступени приобретают особую отчетливость с применением спорово-пыльцевого анализа, ибо палинологические данные более широко освещают флору соответствующих отложений, чем макроскопические остатки, и дают основу для палеогеографического картирования и биостратиграфии тирригенных и частью прибрежных отложений. Как показала IX сессия Всесоюзного палеонтологического общества в Ленинграде (25—31 I 1963) сейчас перед палеоботаниками и палеозоологами поставлены большие и ответственные задачи по составлению палеогеографических карт большого масштаба для территории СССР и все материалы, могущие способствовать их составлению, приобретают исключительно большую ценность.

Керны глубокого бурения, дающие главный материал для палинологических исследований, поступают из узловых пунктов гидростроительства и нефтеразведки, поэтому результаты спорово-пыльцевого анализа и интерпретация палинологических спектров приобретают региональный характер. Однако территории, охваченные буровыми исследованиями, всегда сохраняют определенную геоморфологическую и геологическую цельность и при известном накоплении материала палинологические спектры обеспечивают картирование больших площадей, как это показано работами И. М. Покровской и рядом других исследователей. Гораздо более редкими и неравномерно распределенными являются местонахождения ископаемых листовых флор, характеризующих локальные типы растительности. Большое накопление в послевоенные годы (1945—1950) материалов по ископаемым листовым флорам и спорово-пыльцевым анализам из третичных отложений СССР заставило нас составить сводку по этим флорам в целях облегчения дальнейшей работы по изучению новых ископаемых комплексов. Изданная сначала отдельными выпусками в «Ученых записках Казанского государственного университета» (1948—1954), эта сводка позднее была переиздана издательством «Высшая школа» (В. И. Баранов «Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР», Москва, 1959). В сводку вошли, помимо литературных публикаций, многие оригинальные материалы, собранные нами в различных пунктах. Это в первую очередь касается коллекции отпечатков на кварцевых песчаниках, собранных на горе «Ўши» около Камышина в Волгоградской области и близкой по экологическому облику к коллекции отпечатков с Южного Урала из Актюбинской области, собранной по ручью Роман-Кульсай (Баранов, 1959, рис. 8, 9, 10, 11); известным своеобразием обладают отпечатки из Тасаранской свиты, собранные Г. С. Трошиным на западном склоне Мугоджар (Баранов, 1959, рис. 52); до последних дней получает пополнение новыми находками и плиоценовая флора Рыбной Слободы на Каме, представленная отпечатками листьев на сидеритовых конкрециях, вкрапленных в плотную глину, богатую пыльцой.

Все эти материалы, включая и отдельные отпечатки, присланные К. В. Боголеповым из приангарской части Енисейского кряжа, упомянутые в нашей сводке, требуют систематической обработки на современном уровне.

Наше внимание в первую очередь привлекал бассейн Камы, в котором еще в 1911 г. В. А. Чердынцевым и М. Э. Новинским были найдены отпечатки листьев покрытосемянных растений, датированные плиоценом. Однако первая значительная флора была получена при раскопках около Рыбной Слободы в 1947 г. и дала материал для реконструкции плиоценового леса (Баранов, 1947 г., 1950 г.). Флора Рыбной Слободы с ее листовыми отпечатками на конкрециях сидерита является до сих пор единственной листовой флорой на востоке нашей страны и заслуживает монографического описания, весьма нужного в данный момент для составления палеогеографических карт. Богатые



материалы геологической экспедиции Гидропроекта, работавшей под руководством Г. И. Горецкого, в значительной части обрабатывались в Казани по договору с Гидропроектом (1953—1955 гг.) и позволили изучить большие разрезы третичных и четвертичных отложений из района Нижней Камы (Омерский Починок, Черемухово, Тагерменник). Находки семенной флоры на р. Ик (М. Г. Кишнапи, 1953 г.) вскрыли целый ископаемый старичный фитоценоз, привлекший внимание многих палеоботаников (С. В. Кац, Н. Я. Кац, П. И. Дорофеев). Икское погребение у с. Мелькень изучалось несколькими экспедициями кафедры (Н. Ф. Закирова, Л. Н. Михайлова, Л. М. Ятайкин).

Итоговая обработка всего материала по плиоцену бассейна Камы дана в ряде статей и в диссертационной работе Л. М. Ятайкина (1960—1962 гг.). Им выделяется 5 этапов в плиоценовое время в развитии флоры и растительности бассейна нижней Камы: 1) начало кинельского времени характеризует прохладный и влажный климат: господство темнохвойнотаежных лесов с участием пихты и сибирского кедра; широколиственных пород немного, среди них более теплолюбивых пород почти нет; 2) середина кинельского времени показывает значительное потепление климата, господство сосновых и еловых лесов, местами — широколиственные леса с участием теплолюбивых форм, ныне отсутствующих на нижней Каме; 3) конец кинельского времени, акчагыльское время, начало апшеронского времени — холодный климат, более сухой в первой половине этого этапа, более влажный во второй половине, господство сосновых лесов в первой половине, еловых во второй, широколиственных пород немного, теплолюбивых почти нет; 4) середина апшеронского времени — теплый и влажный климат, наибольшее развитие широколиственных лесов с участием теплолюбивых форм, есть также еловые леса и немного сосновых лесов; 5) конец апшеронского времени — холодный и влажный климат, господство таежных лесов, сосновые леса резко уменьшают свое значение, широколиственных пород немного, более теплолюбивых из них почти нет. Таким образом, хорошо обозначаются 2 периода потепления в середине кинельского времени и в середине апшеронского.

Листовая флора у Рыбной Слободы должна быть отнесена к середине кинельского времени; она отражает растительность широколиственного леса, росшего, по-видимому, на берегу Палеокамы.

К Волжско-Камскому циклу нужно отнести и изучение спорово-пыльцевой флоры в образцах из окрестностей Казани, проведенное сотрудниками НИСа Л. Л. Аухадеевой и И. В. Дерстугановой совместно с геологами О. М. Малышевой, Н. Н. Нелидовым в целях детального расчленения отложений по образцам механического бурения. Это исследование ввиду тщательности определений пыльцы и последовательного истолкования палинологических спектров, представляет хорошо отделанную палеогеографическую миниатюру, показывающую положительную сторону тесного контакта с геологами в обработке материала. На камском материале проведено также и обсуждение вопроса об ископаемой переотложенной пыльце с применением корреляционного анализа (Л. М. Ятайкин, доклад на палинологической конференции в Новосибирске).

Уделяя главное внимание бассейну Камы, кафедра вела раскопки палеоценовой флоры Камышина (О. М. Мокшина, 1955, 1956, 1957 гг.) и эоценовой флоры Романкуль-Сая на Южном Урале, открытой Н. Д. Василевской (В. И. Баранов, 1954 г.). Обработка этих интереснейших, уникальных для всей северной Евразии материалов, задержалась вследствие необходимости согласования наших сборов с коллекциями, хранящимися в музеях Москвы и Ленинграда; сейчас с предстоящим в ближайшее время выходом в свет палеоботанических выпусков «Основ палеонтологии СССР» создается возможность для привлечения к этой обработке ряда специалистов по отдельным группам (Т. Н. Байковская, И. А. Ильинская, А. Л. Тахтаджян). Необходима также увязка с материалами, собранными по нижнему палеогену Казахстана В. С. Корниловой (Алма-Ата, Казахский гос. университет, АН Казахской ССР). Отпечатки дубов из нашей коллекции просмотрены проф. А. А. Колаковским, приезжавшим в Казань (7—12 VI 1963) и будут им использованы в критической монографии, посвященной ископаемым дубам.

По договору о творческом содружестве с Казанской экспедицией Красноярского геологического управления (начальник экспедиции К. В. Боголепов, 1954—1957) к нам поступил в обработку материал (пыльца, отпечатки) из отложений Сибирской платформы, который в значительной части приведен в моей сводке 1959 г. и в отдельных статьях, написанных совместно с сотрудниками экспедиции. В 1963 г. мы снова имели дело с материалами из этого района, доставленными геологической партией Казанского университета (мл. научн. сотр. М. С. Каштанов, Чадобецкое поднятие в юго-западной части Сибирской платформы, Ангаро-Питский водораздел, Енисейский кряж). Из этой серии проанализировано 36 образцов (верхний мел и палеоген), сейчас производится сопоставление их палинологических спектров, представляющих большой палеогеографический интерес (Л. Л. Аухадеева, 1963 г.).

Договорная тематика кафедры сейчас базируется на изучении третичных и четвертичных отложений Северного Казахстана в пределах Кустанайской области. Над этой темой сотрудники кафедры работают совместно с сотрудниками палинологической лаборатории (НИС). Всего исследовано 250 образцов. Результаты исследования в форме предварительного отчета переданы Кустанайской геологической экспедиции. Полученные несколько ранее отпечатки олигоценных растений обработаны (Баранов, Ятайкин, 1961). Наблюдающийся здесь верхнеолигоценовый комплекс очень типичен для тургайских флор. Палинологические спектры из четвертичных и верхнетретичных отложений Казахстана очень своеобразны и характеризуют степную и полупустынную

растительность; они требуют специального истолкования и сопоставления с итогами, полученными В. С. Корниловой в Восточном Казахстане.

В 1962 г. в комплексе с геологами Казанского государственного университета кафедра стала заниматься изучением флоры антропогена Печоры в целях обоснования стратиграфии четвертичных отложений бассейна этой реки в районе гидростроительства, имеющего целью повернуть воды Печоры на юг и направить их в бассейн Камы. Так как переданные в 1961 г. образцы, собранные геологической партией, не дали достаточно ясных результатов при пыльцевом анализе, то в 1962 г. была организована специальная экспедиция, в которой участвовали аспирант К. В. Прохорова, лаборант Н. Ф. Закирова и ст. научн. сотр. Н. Отрадных. Было проведено изучение распределения пыльцы в современных фитоценозах и взяты образцы из многих обнажений, в том числе и из торфяников, на которых производилось бурение. Главное внимание привлекали погребенные торфяники межледникового возраста. Особенно интересным оказалось обнажение погребенного торфяника на правом берегу р. Б. Аранец (приток Печоры), в 16 км. от ст. Аранец Печорского района. Обработка материала ведется при участии доц. Н. П. Арискиной. Мощность обнажения 10 м. Нижние слои обнажения представлены ледниковой мореной мощностью 2—3 м, выше морена сменяется флювиогляциальным галечником (1.7 м). На нем залегает слой торфа мощностью 35 см, а затем торфяной слой с пропластами аллювиального суглинка, сверху располагается песчаная покрышка до 4 м мощностью. Это обнажение обследовалось детально, образцы брались в виде монолитов через каждые 10 см. Спорово-пыльцевой анализ нижних слоев обнажения свидетельствует о значительном количестве пыльцы травянистых растений (до 50%). Из древесных форм доминировала береза (90—95%) и в небольшом количестве найдены ель, кедр, пихта, сосна. В спорово-пыльцевом спектре средней части обнажения (торфяной слой) характерно преобладание пыльцы деревьев, но преобладает также береза. Ввиду того, что, помимо пыльцы и спор, в торфяном разрезе изучаются мхи и остатки других растений, имеется возможность восстановить всю картину развития растительности. Изучение верхних слоев обнажения находится в стадии обработки. Во всяком случае сейчас уже наметились основные стратиграфические ступени, обоснованные этапами развития флоры.

В расшифровке динамики развития флоры за ближайший к ним отрезок геологического времени (антропоген и неоген), как было упомянуто в самом начале, помимо палеоботанической документации, большую роль играют реликтовые виды растений. Роль отдельных групп реликтов для флоры территории СССР была мною подробно охарактеризована во второй части третьего выпуска моей книги (В. И. Баранов, 1954 г.). Проблема реликтов, которой мы продолжаем заниматься (поездка на Байкал и в Среднюю Азию летом 1961 г.) в известной степени связывает палеоботанику с вопросами динамики развития современной флоры, от которой палеогеограф не должен отрываться в попытках восстановления ландшафтов прошлого. При этом большое значение приобретает монографическое изучение отдельных систематических групп местной флоры. Как первый опыт, в Татарской АССР пока осуществлено изучение мохообразных — Н. П. Арискиной выявлено 286 видов, в том числе 50 видов печеночников. Подобные бриологические исследования, обоснованные экологическим изучением моховых синузий, позволяют в ряде случаев выявлять условия выживания реликтовых мхов, подобно тому как это сделано Л. В. Бардуновым (1963 г.) для Прибайкалья.

Большие перспективы в области изучения видообразования открывают цитоэмбриологические исследования для отдельных родов и семейств с учетом их географического распространения. Поиски филогенетических связей в особенностях спорогенеза дали во многих случаях положительный результат в исследованиях Н. Г. Афанасьевой (1959 г., 1960, 1962). Аспирант Л. З. Мешкова на некоторых группах вероник стремится показать кариоцитологические закономерности в их эволюции в связи с особенностями обитания. Совершенно закономерно эмбриоцитологические исследования применены в апробации новых сортов кукурузы, работа выполнена на материале Селекционной станции ТАССР. Изучение микроспорогенеза позволяет трактовать в динамическом аспекте пыльцу современных растений, что очень важно как для палинологии, так и для филогении.

Подводя итог сказанному, мне хочется отметить, что, изучая растительность ближайших к нам эпох кайнозоя, мы выявляем истоки формирования современной флоры. Развивая микрофилогенетические исследования с цитоэмбриологическим изучением некоторых таксонов цветковых растений, сопровождаемым ареалогическим анализом, мы разрешаем проблемы гетерозиса и полиплоидии как движущих факторов развития. В наших исследованиях осуществляется всесторонний, по возможности, подход к проблеме динамики растительного мира, в очень многих точках соприкосновения осуществляется контакт со смежными научными дисциплинами (география, геология, палеонтология, цитология, эмбриология) и налаживается деловая связь с научно-производственными организациями (геологические партии, гидропроект, сельскохозяйственные станции).

Эти соприкасания с пограничными разделами науки и производства происходят независимо, в различных разделах наших исследований, и обеспечивают связь с различными научными коллективами, общение с которыми очень положительно сказывается на общем уровне работы.

За последние три года (1960—1962) сотрудниками кафедры систематики растений были опубликованы следующие работы: Арискина Н. П. Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов ТАССР. Бот. журн., 5, 1962. — Афанасьева Н. Г. Микроспорогенез и некоторые вопросы филогении норичниковых. Сб. по морфогенезу растений, 2, 1960. — Афанасьева Н. Г. К морфо-эмбриологическому изучению органогенеза кукурузы. Научн. докл. высш. школы, 4, 1962. — Афанасьева Н. Г. Опыт изучения гибридных форм кукурузы. Тезисы доклада на межвузовской научной конференции «Университеты — сельскому хозяйству», 1963. — Баранов В. И. и О. Г. Николаева. Ископаемые флоры нижнечетвертичных отложений Нижней Камы. Матер. совещ. по изуч. четвертичн. периода, 1 1961. — Баранов В. И. и Л. М. Ятайкин. Новые находки верхнеолигоценовой флоры в Западном Казахстане. ДАН, 136, 3, 1961. — Баранов В. И. и Л. М. Ятайкин. Развитие флоры и растительности в кинельское время в районе Нижней Камы. Проблемы ботаники, VI, 1962. — Ятайкин Л. М. Флора и растительность акчагыльского века в районе Нижней Камы. Научн. доклады высш. школы, 1, 1962. — Ятайкин Л. М. Флора и растительность кинельского времени в районе Нижней Камы. ДАН, 136, 4, 1961. — Ятайкин Л. М. Развитие флоры и растительности в плиоценовое время в районе Нижней Камы. Тр. общ. естествоиспыт. при Казанск. гос. унив., 1961. — Ятайкин Л. М. Переотложенная пыльца и применение корреляционного анализа в целях ее распознавания. Докл. к палинолог. совещ., Новосибирск, 1962.

*В. И. Баранов.*

Казанский государственный университет им. В. И. Ульянова-Ленина.

(Получено 29 X 1963).



---

УДК 006.3 : 633.87

## СЕМИНАР ПО ПЕРВИЧНОЙ СЕЛЕКЦИИ ТАРАНА ДУБИЛЬНОГО 10—11 VI 1964 В МИНСКЕ

Среди новых дубильных растений наиболее перспективным видом является таран дубильный *Polygonum coriarium* Grig., произрастающий в горах Средней Азии. В настоящее время доказана ценность тарана как дубителя и выяснена возможность его выращивания в различных климатических зонах СССР (В. С. Соколов и П. Д. Соколов, 1964 г.). Очередной задачей на пути широкого освоения тарана как нового дубителя является создание культурных плантаций этого вида. Успешное выполнение этой задачи невозможно без проведения первичного отбора наиболее продуктивных форм тарана дубильного, являющегося весьма полиморфным видом.

Для определения основных путей селекции тарана дубильного на данном этапе в целях более тесной координации исследований, проводимых в разных учреждениях, был созван Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и Центральным ботаническим садом АН БССР специальный семинар, состоявшийся в г. Минске 10—11 июня 1964 г. В его работе, кроме упомянутых учреждений, приняли участие представители институтов ботаники академий наук Литвы, Украины и Узбекистана, Ботанического сада АН ЛатвССР и Главного управления «Союзглавлегпромсырье» при СНХ СССР. На семинаре были заслушаны: доклад П. Д. Соколова «Задачи, направление и методы селекции тарана дубильного» (БИН) и сообщения о проводимых работах на Украине (М. И. Бондарь), в Литве (И. А. Пипинис), в Узбекистане (Е. В. Гнатченко), в Латвии (М. П. Зарубина) и в Белоруссии (А. Г. Бирюкова). Кроме того, Л. С. Заруцкой (Ташкент) был сделан доклад об особенностях цветения и плодоношения тарана дубильного.

В итоге обсуждения заслушанных сообщений участники семинара пришли к выводу, что в качестве исходного материала во всех пунктах выращивания тарана дубильного в свое время были взяты семена случайного происхождения. Таран везде проявил себя как весьма полиморфный вид, однако сейчас трудно сказать, является ли это реакцией на изменившиеся условия произрастания или следствием большой вариабильности растений.

Проведенные до сих пор исследования тарана в естественных условиях являются недостаточными. Их необходимо расширить с тем, чтобы выявить его экологическую приуроченность, установить формы или экотипы, которые и следует использовать в качестве исходного материала. В первую очередь необходимо разобраться в таксономической обособленности двух близких видов тарана дубильного и тарана бухарского *Polygonum bucharicum* Grig. Одни исследователи признают их за два самостоятельные вида, другие считают одним видом.

В настоящее время отобраны первые экземпляры растений, отличающихся высоким содержанием дубильных веществ, крупным и компактным корнем. Работы по отбору только начаты и еще не удалось достоверно установить коррелятивные связи между отдельными морфологическими признаками растений и ценными хозяйственными свойствами. Число отобранных растений исчисляется единицами и лишь в отдельных случаях десятками.

При отборе наиболее производительных форм для разных природно-климатических районов, который должен вестись на основе массового и индивидуального отбора, надлежит получить сорта-популяции. Последние и должны быть использованы для создания промышленных плантаций и лечь в основу селекционных работ по выведению сортов тарана дубильного.

В первую очередь отбор должен вестись в следующих районах: в Узбекистане, где в пос. Ханабад имеется тарановодческий совхоз; в Казахстане, где планируется создание сырьевой базы для Семипалатинского кожкомбината; на Украине, где уже создаются промышленные плантации тарана; в Белоруссии — для создания сырьевой базы имеющихся дубильно-экстрактовых заводов и в Литве, где предполагается строительство дубильно-экстрактового завода для переработки корней тарана дубильного. Целью отбора на первом этапе является получение относительно выровненного сорта-популяции, растения которой должны содержать в подземных органах в конце третьего года вегетации от 25% и выше таннидов при весе корня в 500 г и более. Таким образом, при выращивании на 1 га около 71 тыс. растений (площадь питания 70×20 см) с этой площади в конце третьего года вегетации может быть получено не менее 38 т сырых корней или 3 т таннидов.

Все участники семинара особенно подчеркивали необходимость выработки единой более простой, быстрой и доступной методики количественного определения дубильных веществ, что позволит увеличить число растений, вовлекаемых в массовый и индивидуальный отбор.

Наибольшее употребление сейчас получили три метода количественного определения дубильных веществ, каждый из которых не лишен недостатков. Всесоюзный единый метод (ВЕМ), являющийся стандартным для промышленности, трудоемок, требует применения дефицитного гольевого порошка и несколько завышает показатели за счет поглощения части органических кислот. Метод Левенталя-Нейбауэра — наиболее скорый по времени, но нередко дает искаженные результаты за счет окисления некоторых недубильных веществ и применения пересчетного коэффициента. Желатиновый метод опирается на глазомерное, т. е. субъективное, определение помутнения водной вытяжки. В связи с этим отдельные исследователи используют разные методы количественного анализа и полученные результаты мало сравнимы между собою.

В заключение семинара была достигнута договоренность по ряду организационных вопросов. 1) В августе 1964 г. предполагается провести совместную экспедицию исследователей (из разных учреждений) тарана дубильного на Ферганский хребет для сбора исходного материала; 2) Следующий семинар по тарану решено провести в 1965 г. в г. Киеве. Организатором его должен явиться Институт ботаники АН УССР; 3) Второе всесоюзное совещание по изучению и использованию дубильных растений в СССР намечено провести в 1966 г. в Ханабаде или Ташкенте.

*П. Д. Соколов.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 VI 1964).

---

УДК 006.3 : 547.913

## III МЕЖДУНАРОДНЫЙ КОНГРЕСС ПО ЭФИРНЫМ МАСЛАМ

В г. Пловдиве (Болгария) с 26 по 28 мая 1964 г. состоялся III Международный конгресс по эфирным маслам. В работе конгресса приняли участие представители 22 стран Европы, Азии и Америки.

На конгрессе обсуждались вопросы по выращиванию и селекции эфиромасличных растений, заготовке и переработке сырья, а также химическому изучению эфирных масел, методам анализа их, синтезу ароматических веществ для парфюмерии и косметики.

В работе конгресса приняли участие селекционеры, агрономы, технологи, химики и представители торговых фирм. На съезде выступали докладчики от 12 стран. По числу докладов на первом месте были СССР, Франция и Болгария — по 6 докладов, далее шли Италия — 5 докладов, Чехословакия, Венгрия и Польша — по 2 доклада; США, Англия, Индия и ГДР — по 1 докладу.

Вопросы растениеводства эфиромасличных растений. Большая часть докладов была посвящена масличной розе и эфирному маслу ее, затем лаванде, мяте и эфирным маслам их, и некоторым другим эфиромасличным растениям.

Казанлыкская роза является продуктом народной селекции за последние 250 лет. В Казанлыкской долине имеются благоприятные условия для ее роста и развития, а также получения высококачественного эфирного масла. Основной исходной формой является *Rosa damascena* f. *trigintipetala*. В Болгарии лишь после установления народной власти впервые приступлено к научно-исследовательской работе по масличной розе — изучаются и в настоящее время выделены популяции этой розы, выявлены закономерности развития растения, динамика накопления эфирного масла; начаты работы по выведению ржавчинно-устойчивых форм, по гибридизации, а также по комплексу агротехнических вопросов (размножение, влияние удобрений, борьба с вредителями). Эти вопросы нашли отражение в докладах Николова, Огнянова, Стайкова (Болгария). В коллекции Казанлыкской опытной станции имеются селекционные сорта, выведенные Майченко (СССР), — 'Кооператорка', 'Новинка', 'Пионерка'. Перспективными гибридами (Стайков) по урожайности и качеству эфирного масла на Казанлыкской опытной станции являются гибриды между *R. damascena* и *R. gallica* f. *pannonica*. Скрещивания произведены также с *R. alba*, *R. lutea*, *R. francfurtiana*, *R. alpina* и с сортами 'Кооператорка', 'Пионерка', 'Новинка'.

С сообщением о культуре эфиромасличных роз в Индии выступил Садгопал. Он отметил, что в Индии перерабатываются цветки двух видов роз — *R. damascena*, которая цветет в марте и апреле, и *R. borbonica*, которая цветет дважды. Ежегодное производство эфирного масла розы в Индии 300 кг. В настоящее время изучаются приемы культуры роз в различных районах страны.

Значительная работа по селекции проводится с лавандой (в Болгарии). Путем семенного размножения выявлено (Чингова) много клонов с содержанием масла у различных клонов от 0.02 до 3.25%, а линалилацетата в эфирном масле от 11.7 до 77.6%. Широко поставлена работа по индивидуальному отбору — по форме куста, мощности его, времени цветения, плодовитости (число мутовок, цветков) и т. д. и с 1959 г. развернуты работы по гибридизации. В Италии Сакко получены гибриды лаванды, содержащие 55% линалилацетата. Много внимания уделяется герани розовой, шалфею мускатному, белой акации, базилику евгенольному и особенно культуре и селекции мяты в Болгарии и в Венгрии.

Интересны были выступления Кучулория (СССР) о формах и селекции герани розовой, Николаева (СССР) о межвидовых скрещиваниях мяты, Шваба и Наги (Венгрия) о культуре мяты, Топалова (Болгария) о цветкообразовании у роз, Шредера (ГДР) о зависимости состава эфирных масел из мяты от минеральных удобрений, Николова (Болгария) о казанлыкской розе, Стайкова (Болгария) о скрещивании казанлыкской розы и изучении других эфиромасличных растений, доклад Тучакова (Югославия) о влиянии экологических факторов на выход и качество эфирного масла *Thymus vulgaris*.

Работа конгресса свидетельствует, что эфиромасличные растения представляют важную отрасль растениеводства. Эфирные масла растений являются основным источником для выделения натуральных веществ, с применением которых вырабатываются синтетические вещества и создаются композиции, весьма необходимые в парфюмерии и в медицине; многие натуральные эфирные масла вообще незаменимы, что было отмечено как на Всесоюзном совещании по эфиромасличным растениям в Краснодаре в 1963 г., так и на III Международном конгрессе в Болгарии в текущем году. В связи с этим работы по селекции и гибридизации, культуре и агротехнике эфиромасличных растений весьма необходимы. Многие работы по эфиромасличным растениям предстоит проводить и в СССР, особенно по розе, мяте, герани розовой и лаванде.

Вопросы химизма и технологии эфирных масел. Болгарское розовое масло было в центре внимания ряда докладчиков, которые отмечали его особое значение для многих сложных композиций духов. Продолжались исследования воскообразных веществ конкрета казанлыкской розы (Стоянова-Иванова). Много внимания было уделено химическому изучению эфирных масел лаванды (Огнянов и др.), мятного масла (Влахов и др.), базилика (Иванов и др.), дикой моркови (Пигулевский, Ковалева, Моцкус) и т. д.

Заслуживает внимания доклад Мотля, посвященный изучению сесквитерпенов из эфирного масла *Amorpha fruticosa* и *Cyperus rotundus*.

Большое внимание уделялось применению в парфюмерии натуральных эфирных масел, отмечалась долговечность получаемых с их применением композиций (Мение). Парфюмерами Франции была высказана мысль, что едва ли синтетические вещества заменят натуральные эфирные масла. Бийо остановился на проблеме композиции в парфюмерии и требованиях, предъявляемых к духам. Сабте и Бийо высказались о необходимости организации интернациональной школы парфюмеров, чтобы избегнуть дилетантизма в этом деле; это сообщение вызвало общее одобрение.

Некоторые доклады были посвящены технологии получения цветочных масел (Котлярова, Смолянов, СССР), улучшению качества торговых эфирных масел (Актендер, США). На конгрессе был поставлен вопрос о расширении применения эфирных масел в фармакологии. Ряд докладов (Феско, Бабинов и др., Христов и др.) был посвящен применению натуральных эфирных масел, в частности розового, в медицине для лечения холелитиаза, в качестве антимикробных средств, использованию розового масла при воспалительных процессах десен и при лечении кариозных и гангренозных зубов.

*С. Г. Сааков.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 VI 1964)

---

OCTOBER 1964

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE USSR

CONTENTS

## СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

### ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ



### МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ



### КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ



### КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ



### ЮБИЛЕИ И ДАТЫ



### НАУКА ЗА РУБЕЖОМ



### ХРОНИКА




Подписано к печати 6/X 1964 г. М-25107. Формат бумаги 70×108 1/16. Бум. л. 4 1/2. Печ. л. 9 + + 7 вкл.=12.33 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.54. Тираж 2750. Заказ 795.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12.